

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster i. W.)

Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Trichocysten von *Paramecium caudatum*.

Von

Friedrich Krüger.

(Hierzu 24 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	92
2. Untersuchungsmethoden	94
3. Die ruhende und ausgeschleuderte Trichocyste im Dunkelfeld	98
4. Die färberischen Eigenschaften der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste	103
5. Bemerkungen über die ultramikroskopische Struktur der Trichocysten	106
6. Die Einwirkung von Salzlösungen auf die Trichocysten	109
a) Die Einwirkung von Magnesiumsulfatlösung	112
b) Die Einwirkung von Ferrozyankaliumlösung	114
7. Zusammenfassung der Resultate über den Bau der Trichocysten	121
8. Beobachtungen über die Funktion der Trichocysten von <i>Paramecium</i>	123
9. Schluß	131
10. Zusammenfassung	132
11. Literaturverzeichnis	134

1. Einleitung.

In einer kurzen Mitteilung hatte ich über die Vorteile berichtet, die die Untersuchung der Trichocysten im Dunkelfeld bietet und gezeigt, daß fernere Untersuchungen an diesem Objekt des Dunkelfeldes nicht entraten können. Die Beobachtung an den Trichocysten von *Paramecium* zeigte, daß man es hier mit Explosionsmechanismen zu tun hat, die sich mit ähnlichen Einrichtungen im Tierreiche, entgegen der bisherigen Ansicht, nicht vergleichen lassen, sondern daß sie Gebilde ganz eigener Struktur und Funktion darstellen.

Obwohl *Paramecium* nur sehr kleine Trichocysten besitzt, wählte ich es als Untersuchungsobjekt, da es leicht in größten Mengen und jederzeit zu haben war. Für die Ausarbeitung der Untersuchungsmethoden im Dunkelfeld waren dieses unerläßliche Eigenschaften.

Der Leistungsfähigkeit des Dunkelfeldes bereitete die Untersuchung der relativ kleinen Trichocysten, deren Einzelheiten an der Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskopes und teilweise noch jenseits derselben liegen, wie wir sehen werden, keine nennenswerte Schwierigkeit. Die Kleinheit der Trichocysten und die Möglichkeit, sie ausgeschnellt und ruhend zu isolieren, ermöglichte es, im Gegensatz zu den meisten biologischen Objekten, bei denen das Dunkelfeld die auf es gesetzten Erwartungen enttäuscht hat, seine volle Leistungsfähigkeit auszunutzen.

Die klassische Arbeit über den Bau der ausgeschleuderten Trichocysten war bisher noch immer die von SCHUBERG (1905) und mit Recht sind seine Abbildungen in den Lehrbüchern usw. bisher wiedergegeben worden. Soweit das Dunkelfeld nicht eine viel weiter gehende Analyse ermöglicht, kann ich seine Beobachtungen bestätigen.

Für eine Zusammenfassung der Literatur über die Trichocysten bis 1913 verweise ich auf die Arbeit von TÖNNIGES, die insbesondere auch Beobachtungen über die Entwicklung der Trichocysten von *Frontonia* bringt, die denen von *Paramecium* ähnlich zu sein scheinen.

Nach dieser Arbeit hat sich nur noch BRODSKY (1924) eingehender mit den Trichocysten von *Paramecium* beschäftigt; da die Arbeit russisch geschrieben ist, kann ich leider nur die Abbildungen und die deutsche Zusammenfassung verwerten, die aber für die untersuchten Fragen keine Fortschritte gegenüber den

früheren Arbeiten bringen. WOODRUFF (1921) beschreibt die Trichocysten einer neuen *Paramecium*-Art als ähnlich denen, wie sie KHAJNSKY (1911) für *P. caudatum* angibt und bildet die Trichocysten mit einem deutlich stumpfen Kopf ab.

Ferner liegt noch eine Arbeit von CONRAD (1920) vor, der trichocystenähnliche Strukturen für einen Flagellaten beschreibt. Er kehrt zu der alten VERWORN'schen Ansicht zurück, daß die Trichocysten lediglich Vakuolen im Ectoplasma darstellen, die ihren Inhalt als Fäden nach außen entleeren können.

Die interessanten Untersuchungen von BRESSLAU (1921 u. 1924) über die Hüllenbildung bei Infusorien zeigen den Zusammenhang, der zwischen den Trichocysten und den Cystenmembranen der Infusorien besteht, bringen aber über die Trichocysten von *Paramecium* keine näheren morphologischen Angaben.

Wie unsicher auch heute noch unsere Vorstellungen von dem Bau der Trichocysten sind, zeigt am deutlichsten der soeben erschienene Abschnitt über die Trichocysten von PRZIBRAM im BETHE'schen Handbuch der vergleichenden Physiologie (1930).

Die besondere Schwierigkeit, die die Trichocysten der mikroskopischen Beobachtung bereiteten, ist neben ihrer Kleinheit ihr schwaches Lichtbrechungsvermögen. Dieses setzt der Hellfeldbeobachtung eine scharfe Grenze. Das Dunkelfeld dagegen vermag durch Anwendung stärkster Lichtquellen auch bei diesem schwachen Brechungsunterschied gegenüber dem Wasser einwandfreie und klare Abbildungen zu liefern.

Ferner erwies sich, wie mir schien, das Auflösungsvermögen des Mikroskopes bedeutend heraufgesetzt, denn auch noch bei sehr starken Okularvergrößerungen (bis zu 20fach) war die Bildqualität sehr gut, unvergleichlich besser als unter gleichen Umständen im Hellfeld. Im Gegenteil zur Hellfelduntersuchung erwies sich die Anwendung starker Okulare dadurch als günstig, daß diese eine bedeutend geringere Abblendung der Immersionsobjektive erforderten, als schwache Okulare. Mit anderen Worten erlaubten die stärkeren Okulare eine höhere Ausnutzung der Apertur der Immersionsobjektive.

Endlich war das Auflösungsvermögen bei diesen kleinen Objekten noch dadurch gesteigert, daß die feinsten jenseits des Auflösungsvermögens des Mikroskopes liegenden Strukturen, wenigstens als Beugungsbilder, nachgewiesen werden konnten.

In anderen Fällen waren die bei den starken Beleuchtungen auftretenden sekundären Beugungsbilder stärker lichtbrechender Teilchen sehr hinderlich. Sie konnten gelegentlich auch an den

Trichocysten Strukturen vortäuschen, die gar nicht vorhanden sind. Besondere Kritik muß man bei Strukturen walten lassen, die parallel zu irgendwelchen anderen verlaufen. Es kann sich hierbei sehr leicht um Beugungsbilder handeln, die keine reale Unterlage haben.

Das Lichtbrechungsvermögen der Trichocysten ist so gering, daß die sekundären Beugungsbilder in der Regel unsichtbar bleiben, also nicht stören. Lediglich die ruhenden Trichocysten und ihre Strukturen gaben durch ihre starke Lichtbrechung stets Anlaß zu solchen sekundären Bildern und erforderten Vorsicht bei der Beurteilung des Beobachteten. Mit einiger Vorsicht und Erfahrung kann man aber fast stets entscheiden, ob man es mit einer richtigen Abbildung oder Beugungsbildern zu tun hat.

Zu den in dieser Arbeit wiedergegebenen Abbildungen möchte ich bemerken, daß sie bei ein klein wenig Übung in der Dunkelfeldtechnik jederzeit mit der beschriebenen Methode mit absoluter Sicherheit in kürzester Zeit zu reproduzieren sind. Nur ganz vereinzelte Abbildungen, bei denen ich dieses bemerken werde, sind nach Trichocysten gezeichnet, die mir nur gelegentlich zu Gesicht kamen.

2. Untersuchungsmethoden.

Die angewandte Technik war in allen Fällen sehr einfach, um nicht sagen zu müssen, primitiv. Fast alle Untersuchungen wurden am unfixierten, frischen Material durchgeführt. Die Einfachheit der Untersuchung erlaubte eine häufige Wiederholung und Bestätigung der gefundenen Resultate.

Für die Dunkelfeldkondensoren gelten natürlich die Gebrauchsanweisungen der Firmen. Ich benutzte bei meinen Untersuchungen die LERTZ'schen Dunkelfeldkondensoren. Da mir Dunkelfeldkondensoren anderer Firmen nicht zur Verfügung standen, weiß ich nicht, wie weit die zahlenmäßig hohe, numerische Apertur dieser Kondensoren Vorbedingung für meine Beobachtungen ist. Als Objektiv benutzte ich die Fluoritimmersion $\frac{1}{12}$ a der gleichen Firma mit Irisblende (eine einfache Achromatimmersion leistet aber auch die gleichen Dienste). Dagegen blendet die früher für Dunkelfeldbeobachtungen hergestellte Trichterblende die Apertur der Immersionen so stark ab, daß sie für diese Beobachtungen nicht in Frage kommt. Als Lichtquelle benutzte ich die kleine LERTZ'sche Bogenlampe an das Gleichstromnetz angeschlossen (ich weiß nicht, wie die bei Wechselstrom herabgesetzte Helligkeit der Bogenlampe auf die Beobachtung

von Einfluß wäre). Für die meisten Untersuchungen erwies sich die Abblendung des direkten Bogenlichtes durch eine Mattscheibe, auch wenn sie geölt war, als störend für die Auflösung der letzten Strukturen. Sie kam nur in Frage für die Untersuchung stark lichtbrechender Einzelheiten. Normalerweise wurde vielmehr der Bogenlampenkrater direkt in der Präparatebene abgebildet. Selbst bei starken Immersionsvergrößerungen nimmt dieses Bild der Lichtquelle bei richtiger Zentrierung nur einen Teil des Gesichtsfeldes ein, während der Rand schwächer beleuchtet ist. Andere Lichtquellen als die Bogenlampe, die ich gelegentlich versuchsweise benutzte, erwiesen sich als ungeeignet für die Beobachtung feiner Strukturen. Natürlich erfordert die scharfe und azimutfreie Einstellung des Dunkelfeldkondensors unter diesen Bedingungen einige Sorgfalt. Auf gute Ausrichtung von Bogenlampe usw. ist zu achten. Meist wurde der zentrierbare Dunkelfeldkondensor angewandt. Der Helldunkelfeldkondensor gab nicht immer gleich kontrastreiche Bilder, löste aber auch alle Strukturen auf und erwies sich insbesondere bei der Untersuchung der gefärbten Präparate als sehr vorteilhaft und bequem.

In manchen Fällen brachte nämlich die Beobachtung der gefärbten Trichocysten im Dunkelfeld und der Vergleich des Hellfeldbildes mit dem Dunkelfeldbild neue Aufschlüsse. Die Farbstoffe wurden in wässriger Lösung dem Präparat zugesetzt oder auch unter dem Deckglas durchgezogen. Bemerkenswerterweise zeigten die in den Farbstoffen gefärbten Strukturen der Trichocysten nicht die Farbe, die wir daran zu sehen gewohnt sind, also z. B. blau bei der Färbung mit Methylenblau, sondern die Glanzfarbe des festen Farbstoffes, wie wir sie bei eintrocknenden Farblösungen sehen. Bei Methylenblau also einen roten Farbton, beim Fuchsin einen gelben, beim Eosin dessen grünliche Fluoreszenzfarbe.

Nähere Angaben über die Entstehung dieser Farben, die als die Komplementärfarben der Farbstoffe gedeutet werden, finden sich bei ZOCHEK (1929) und BERECK (1921). Bemerken möchte ich noch, daß nicht alle in der Farblösung liegenden Teilchen diese Glanzfarbe der Kristalle, sondern manche auch die normale Farbe der angewandten Farbstoffe zeigen.

Die Einwirkung der Salzlösungen auf die unexplodierten Trichocysten geschah in der Art, daß ein Tropfen der Salzlösung dem Tropfen, der die Tiere enthielt, auf dem Objektträger zugesetzt, dann schnell das Deckglas aufgelegt und das überflüssige Wasser abgesogen wurde. Soweit nicht schon bei diesem Absaugen die

Paramäcien zerdrückt waren, wurden sie durch einige Mahlbewegungen zwischen Objektträger und Deckglas vollends zerquetscht. Es empfiehlt sich sehr, solche Quetschpräparate nur mit einer großen Anzahl von Tieren — wenigstens 20 — zu machen, da bei wenigen Tieren das Suchen der Trichocysten sehr viel Zeit kostet und mühsam ist. Im anderen Falle lassen sich aber in einem Präparate stets eine ganze Reihe von den später besprochenen Explosionsformen beobachten. Die Möglichkeit, die Paramäcien leicht in größter Menge zu beschaffen, war daher für diese Arbeiten von außerordentlichem Vorteil.

Eine kurze Darstellung sei noch über die Herstellung gefärbter Dauerpräparate von ruhenden und ausgeschleuderten Trichocysten gegeben. Eine einfache und sichere Methode zur Darstellung der ausgeschleuderten Trichocysten, die auch für Unterrichtszwecke geeignet ist, besteht darin, daß man auf einem Deckglas zu einem Tropfen mit Paramäcien mit Hilfe einer Nadel einen kleinen Tropfen verdünnten Formols zusetzt, wodurch die Trichocysten zur Ausschleuderung gebracht und die Paramäcien getötet werden. Man läßt nun das Präparat an einem vor Erschütterung geschützten Ort trocknen, färbt mit einer wässerigen Methylenblau- oder Fuchsinlösung, wäscht mit Wasser ab, läßt wieder trocknen und bringt schließlich das Präparat in Kanadabalsam. Beim Trocknen muß man die Präparate ruhig liegen lassen, damit die Tiere nicht aus dem Kreis der von ihnen abgeschossenen Trichocysten herauschwimmen. Bei einem richtig gelungenen Präparat liegen die intensiv gefärbten Paramäcien, die im übrigen keine Strukturen mehr erkennen lassen, inmitten der massenhaft ausgeschleuderten Trichocysten. Einen Eindruck von diesen Präparaten möge die Fig. 1 geben. Die so gefärbten Trichocysten zeigen allerdings nichts von den in dieser Arbeit beschriebenen Strukturen.

Für meine Zwecke bewährte sich in einigen Fällen die Doppelfärbung der, mit der oben erwähnten Methode gewonnenen, Trichocystenausstriche mit dem GIEMSA-Gemisch in der bekannten Weise der Ausstrichfärbung.

Für die Herstellung von gefärbten Präparaten der unausgeschleuderten Trichocysten verfuhr ich in der Weise, daß ich die Paramäcien zwischen zwei Deckgläsern zerquetschte, diese trennte und schnell — ehe die auf diese Weise isolierten Trichocysten explodieren konnten — auf ein Fixierungsgemisch, z. B. BOUIN'S Lösung warf. Auch hier färbte ich vorteilhaft mit GIEMSA.

Für einzelne Fragen war die Untersuchung des Dunkelfeldbildes auf seinen Gehalt an polarisierten Lichtstrahlen ein wertvolles Hilfs-

mittel. Ich setzte einfach den Aufsatzanalysator eines normalen Polarisationsapparates auf das Mikroskop. Schon bei RUNNSTRÖM fand ich die Angabe, daß er eine derartige Analyse des Dunkelfeldbildes anwandte.

Einige Angaben über den Polarisationszustand der von mikroskopischen Objekten im Dunkelfeld abgebeugten Strahlen in Abhängigkeit von deren optischem Charakter finden sich bei ZOCHER (1928). In Grenzfällen kann zwar das von einem isotropen Körper abgebeugte Licht polarisiert sein oder bei einem anisotropen Körper nicht polarisiertes Licht abgebeugt werden; in gewissen Grenzen scheint aber der Gehalt des Dunkelfeldbildes an polarisiertem Licht abhängig zu sein von der anisotropen Feinstruktur des Objektes.

Um mich rein empirisch über den Wert der Analyse des Dunkelfeldbildes mit Hilfe des NICOL'schen Prismas zu orientieren, untersuchte ich einige Objekte von bekannter Struktur. Als Beispiel eines amorphen Körpers wählte ich Glasfäden. Die Abbildung der

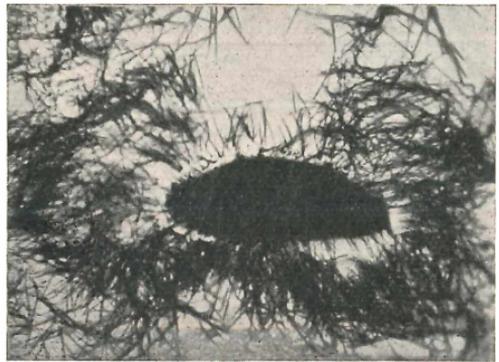


Fig. 1. *Paramecium* mit ausgeschleuderten Trichocysten. Dauerpräparat, Färbung mit Fuchsin.

Glasfäden im Dunkelfeld, in Wasser untersucht, zeigte keinerlei Gehalt an polarisierten Strahlen. Anders war dieses bei der Seide, die ich als Beispiel eines doppelbrechenden Körpers untersuchte. Das Dunkelfeldbild dieses Seidenfadens, den ich aus dem Kokon eines japanischen Seidenspinners erhielt, erwies sich als teilweise polarisiert. Der Seidenleimüberzug der Fäden aber, der nach W. J. SCHMIDT keine Doppelbrechung zeigt, blieb auch bei allen Stellungen des Analysators hell leuchtend.

Um ferner zu prüfen, ob der Polarisationszustand des Dunkelfeldbildes abhängig ist von den Konturen oder von dem inneren Aufbau eines Körpers, untersuchte ich die dreistrahligen Kalkkörper von *Sycon*, die bekanntlich einheitliche Kristalle darstellen, deren optische Achse in der Richtung eines Strahles liegt, während die beiden anderen einen Winkel dazu bilden. Die untersuchten Kalkkörper lagen in Kanadabalsam. Es zeigte sich, daß die teilweise Auslöschung des Dunkelfeldbildes nur erreicht werden konnte, wenn die

Schwingungsrichtung des Analysators parallel zu dem Arm stand, der in der optischen Achse liegt. Wie die physikalischen Ableitungen von ZOCHEK und diese Beispiele zeigen, ist es wohl gestattet, mit Vorsicht aus dem Gehalt des Dunkelfeldbildes an polarisierten Strahlen auf eine Anisotropie des abgebildeten Objektes zu schließen — natürlich aber nicht mit der Gewißheit, wie sie uns die Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols bietet. Nur im Notfalle wird man daher wohl zu dieser Methode greifen dürfen.

Die Abbildungen betreffend, möchte ich bemerken, daß diese mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates gewonnen sind. Für einige photographische Reproduktionen der hier dargestellten Strukturen, die nach unretuschierten Photographien hergestellt sind, verweise ich auf meine vorige Arbeit. Allerdings sind diese Bilder leider nicht ganz deutlich im Druck wiedergegeben.

3. Die ruhende und ausgeschleuderte Trichocyste im Dunkelfeld.

Im Gegensatz zu der schattenhaften Abbildung der ausgeschleuderten Trichocyste im Hellfeld erscheint diese im Dunkelfeld mit scharf umrissenen Grenzen (Fig. 2). Die ausgeschleuderte Trichocyste läßt — wie man sieht — deutlich zwei Teile unterscheiden: Erstens den Schaft, der durch zwei fast genau parallele auch bei stärkster Beleuchtung nur schwach aufleuchtende Linien begrenzt erscheint. Der Schaft ist am Hinterende zugespitzt. Zweitens läßt sich deutlich die dem Schaft aufsitzende Spitze, die im ganzen hell aufleuchtet (Gegensatz zum Schaft!), unterscheiden. Die Bezeichnungen: Schaft und Spitze entlehne ich der Lanze, mit welcher Waffe die Trichocyste ja auch äußerlich eine Ähnlichkeit hat. Die allgemeine Gestalt des Schaftes der Trichocyste ist bisher schon von allen Beobachtern im ganzen richtig wiedergegeben worden. Wenn SCHUBERG in einzelnen Fällen Trichocysten mit gekrümmtem Schaft beobachtete, so lagen ihm durch die Präparation oder andere Einwirkungen veränderte Trichocysten vor. Normalerweise ist der Schaft vollkommen gerade.

Anders verhält es sich mit der Spitze, über deren genaue Gestalt bisher noch keine Einigung erzielt werden konnte. TÖNNIGES und BRODSKY z. B., die die Trichocyste auch am Vorderende zugespitzt zeichnen, verneinen, daß diese Spitze als abgesonderter Teil der Trichocyste zu bezeichnen ist bzw. sehen dahingehende Strukturen als ein Zeichen dafür an, daß die betreffende Trichocyste nicht vollkommen ausgeschleudert ist. SCHUBERG und andere dagegen,

die die besondere Ausbildung des Vorderendes richtig erkannten, bilden die Trichocyste regelmäßig stumpf ab. Auch ich konnte mich davon überzeugen, daß die im Dunkelfeld eine deutliche Spitze aufweisenden Trichocysten im Hellfeld nichts davon erkennen lassen. Auch SCHUBERG sah schon einzelne spitze Trichocysten (Arch. f. Protistenk. Bd. 6 Taf. 4 Fig. 10c) in der gleichen Weise, wie sie das Dunkelfeld zeigt, und vermutet auch, daß dieses die normale Gestalt sei, die Spitze aber meist verdeckt sei durch eine Kappe, die darüberliegt. Wir werden die Berechtigung dieser Ansicht im Verlaufe der Untersuchung bestätigt finden.

Bemerken muß ich aber an dieser Stelle, daß man in vielen Präparaten auch Trichocysten findet, die nicht die normalerweise auch noch bei zweitausendfacher Vergrößerung vollkommen scharf erscheinende Spitze aufweisen. Die Gestalt der Spitze ist sehr abhängig von dem Medium, in welchem die Explosion erfolgte; daher auch abhängig von der Art des zur Ausschleuderung der Trichocysten angewandten Reizes, eine Tatsache, die schon TÖNNIGES beobachtete. Als normal betrachtete ich die Trichocysten, die von Paramäcien ausgeschleudert wurden, die sich in reinem Leitungswasser befanden, und die die Trichocysten durch den Reiz der Erwärmung durch den konzentrierten Strahlenkegel des Dunkelfeldes ausschleuderten. Dieser Reiz muß sehr gering sein, da die Ausschleuderung ziemlich lange auf sich warten ließ. Solche unter einigermaßen natürlichen Bedingungen ausgeschleuderten Trichocysten zeigten auch bei der stärksten Vergrößerung und der stärksten Beleuchtung eine fast haarscharfe Spitze (azimutfreie, tadellose Beleuchtung ist natürlich immer Voraussetzung). Weitgehend abhängig ist die Gestalt der Trichocystenspitze — wie schon oben erwähnt — von dem Agens, das das Ausschleudern hervorruft. Je nachdem können die Trichocysten mehr oder minder scharf erscheinen. Als Extremfall möchte ich in Fig. 3 eine Trichocyste zeigen, wie sie durch Einwirkung von konzentrierter Pikrinsäure erhalten wurde. Man achte hier auf die Ähnlichkeit des erhaltenen Bildes der Trichocystenspitze mit den Abbildungen SCHUBERG'S. Es erscheint

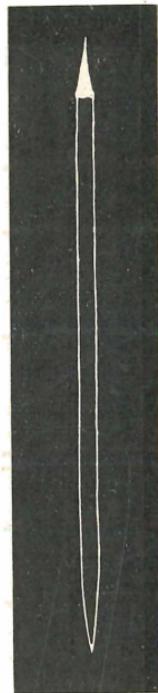


Fig. 2. Normale ausgeschleuderte Trichocyste im Dunkelfeld. Vergr. 2500:1.

verständlich, daß TÖNNIGES annahm, die Abbildungen SCHUBERG'S seien nach solchen pathologischen Trichocysten gezeichnet. Nun hat SCHUBERG die Trichocysten durch Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen zur Ausschleuderung gebracht, welches Mittel die Trichocysten verhältnismäßig intakt läßt und ihnen im Dunkelfeld ihr normales Aussehen gewährt. TÖNNIGES Ansicht dürfte daher kaum das Richtige treffen.



Fig. 3. Unter der Einwirkung von konzentrierter Pikrinsäure ausgeschleuderte Trichocyste.
Vergr. 2500 : 1.

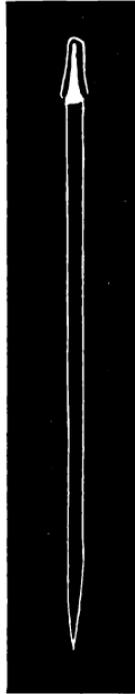


Fig. 4. Trichocyste mit „Kappe“ über der Spitze.
Vergr. 2500 : 1.

gestalt der Trichocyste kann in solchen Fällen vollkommen normal sein. Dieses Gebilde, von dem ich eine Vorstellung in Fig. 4 geben möchte und das ich als Trichocystenkappe bezeichnet habe, identifiziere ich mit dem stumpfen Kopfe der Trichocysten, die SCHUBERG abbildet. Seine Färbemethoden ließen nur nicht die Spitze unter dieser Kappe erkennen. Den Beweis für diese Ansicht und die Bedeutung der Kappe werden wir noch weiter unten kennen lernen.

Etwas schwieriger gestaltet sich die Frage nach der wahren Gestalt der ruhenden Trichocyste. Diese wird nach den Schnitt-

Ich persönlich benutze als bequemes Mittel, um die Ausschleuderung der Trichocysten in guterhaltener Gestalt zu bewirken, die Räucherung der Paramäcien auf dem Objektträger über der Formolflasche oder den Zusatz einer ganz minimalen Menge Formollösung zu dem Tropfen mit den Tieren.

Auf welche Weise man auch immer die Ausschleuderung der Trichocysten bewirkt, wird man regelmäßig über der einen oder anderen, in anderen Präparaten über fast allen Spitzen, eine kleine Kappe liegen sehen. Die übrige Ge-

präparaten der verschiedenen Autoren übereinstimmend als ein etwa apfelkernförmiges Gebilde (H. N. MAIER) dargestellt, das an seinem vorderen Pole einen spitzen Fortsatz besitzt. An eigenen Präparaten konnte ich allerdings diesen Fortsatz nicht so spitz erkennen, wie ihn die Autoren abbilden. In meiner vorigen Mitteilung hatte ich nach meinen Dunkelfeldbeobachtungen — allerdings mit Vorbehalt — die ruhende Trichocyste mit einem vorne deutlich stumpfen Fortsatz abgebildet.

Als ich nun, um die wahre Gestalt der ruhenden Trichocyste beschreiben zu können, daran ging, diese in situ d. h. also im lebenden Tier zu beobachten, mußte ich zu meinem großen Erstaunen feststellen, daß hier auch bei der Anwendung der stärksten Vergrößerung und Beleuchtung nicht das mindeste von diesem Fortsatz zu beobachten ist. Die Überstrahlung durch andere Strukturen, die bei den verhältnismäßig großen Paramäcien alle Untersuchungen im Dunkelfeld am intakten Tier recht erschwert, ließ sich dadurch umgehen, daß ich die Trichocysten über einer — durch die Quetschung unter dem Deckglas stark ausgedehnten — kontraktilen Vakuole beobachtete. Nach einem solchen Präparat ist auch die Fig. 5 gewonnen. Meine Beobachtung bestätigt die Angabe BÜTSCHL's, der ebenfalls nach Beobachtung am lebenden Tiere die ruhenden Trichocysten ohne den Fortsatz am Vorderende beschrieb. Dieser konnte erst mit Hilfe von gefärbten Präparaten gefunden werden.

Wenn auch dieser Fortsatz im lebenden Tiere unsichtbar ist, so heißt das natürlich noch nicht, daß er überhaupt nicht vorhanden ist. Vielmehr muß man annehmen, daß sein Brechungsindex nicht genügend abweicht von dem des umgebenden Plasmas und daß er optisch vollkommen homogen ist (im Gegensatz zu der Trichocysten-spitze, die aus ihm hervorgeht!). Erst die Berührung mit körperfremden Medien ändert die optische Beschaffenheit dieses Fortsatzes soweit, daß er sichtbar wird, und zwar muß man sich wohl vorstellen, daß hierbei eine Fällung seiner kolloidalen Bestandteile eintritt. Diese Fällung scheint sehr leicht zu erfolgen, denn schon, wenn man die Paramäcien in reinem Wasser zerdrückt, um die ruhenden Trichocysten zu beobachten, findet das Sichtbarwerden des Trichocystenfortsatzes statt. Allerdings ist diese Methode zum Studium der ruhenden Trichocysten wenig geeignet, da sie in Berührung mit dem Wasser sehr bald explodieren. Um diese bequem



Fig. 5. Ruhende Trichocyste im lebenden *Paramaecium*. Vergr. 2500:1.

beobachten zu können, empfiehlt es sich daher, die Explosion durch den Zusatz einer starken Salzlösung zu verhindern. Ich benutzte in der Regel die noch später in ihrer Wirkung genauer zu besprechende konzentrierte Magnesiumsulfatlösung.

Nach diesen Präparaten ist die Fig. 6 gewonnen. Bis auf die Differenz über die genaue Gestalt des Trichocystenfortsatzes, wie ich dieses Gebilde am Vorderende der ruhenden Trichocyste bezeichnen möchte, stimmt die Dunkelfeldabbildung mit den im Hellfeld zu gewinnenden Bildern vollkommen überein. Eine ziemlich starke, hell aufleuchtende Wand begrenzt den Körper der ruhenden Trichocyste, der im übrigen im Innern optisch vollkommen leer ist. Wir gehen wohl nicht fehl, diese starke Begrenzung als die Wand der Trichocyste zu bezeichnen. Ihre auffallende Dicke können wir nicht auf eine besonders starke Lichtabbeugung durch das verhältnismäßig hohe Lichtbrechungsvermögen der ruhenden Trichocyste zurückführen, da diese Wand auch bei wesentlich schwächerer Beleuchtung nicht nennenswert an Stärke verliert.



Fig. 6. Ruhende Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung.
Vergr. 2500:1.

Im übrigen steht meine Beobachtung mit den Angaben von H. N. MAIER und TÖNNIGES in Übereinstimmung, die auch feststellten, daß die ruhende Trichocyste aus einer homogenen Masse besteht, die von einer dunkler färbbaren Membran umgeben ist. Auch ich selbst konnte mich an Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt waren, von diesen Angaben im Hellfeld überzeugen.

Was nun die genaue Gestalt des Trichocystenfortsatzes anbetrifft, so halte ich jetzt die Bilder aus dem Magnesiumsulfat auch nicht für ganz normal, sondern etwas gequollen. Es dürfte dieser Fortsatz also etwas dünner sein. Jedenfalls aber nehme ich an, daß sein Vorderende stumpf ist. Bei der Beurteilung dieser feinen Strukturen muß man berücksichtigen, daß hier durch die Kontrastwirkung eine gewisse Täuschung erfolgt. Wir werden die auf dem schwarzen Grund hell aufleuchtende Struktur als dicker ansehen als die dunkle Struktur auf dem hellen Grund, wie wir es bei der Beobachtung der gefärbten Präparate im Hellfeld ja vor uns haben.

Die Größe der Trichocysten von *P. caudatum* schwankt in weiten Grenzen. Als Maße gelten für die ausgeschleuderte Trichocyste eine Länge bis zu etwa 35μ und eine Breite von etwa 1μ . Die ruhende Trichocyste ist etwa 6μ insgesamt lang, wovon auf den Körper

4 μ entfallen. Die Breite beträgt etwa 1,5 μ . Diese Zahlen veranschaulichen am deutlichsten, in welcher Nähe des Auflösungsvermögens des Mikroskopes wir uns bewegen. Die im Dunkelfeld als dick erscheinende Wand der ruhenden Trichocyste entspricht mit etwa 0,25 μ gerade dem Auflösungsvermögen der Immersionsobjektive, während wir die Wand der ausgeschleuderten Trichocyste nicht mehr als solche, sondern nur ihr Beugungsbild wahrnehmen können.

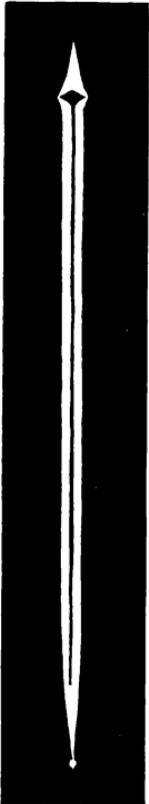
Wenn TÖNNIGES die Größe der ruhenden Trichocyste mit 4 μ angibt, so kommt dieses wohl daher, daß er seine Messung an fixiertem Material vornahm. An den mit HEIDENHAIN gefärbten Präparaten fand ich denselben Wert für die Länge der ruhenden Trichocyste. Die geringere Größe dürfte wohl auf die durch die mit der Paraffineinbettung zusammenhängende Schrumpfung zurückzuführen sein. BÜTSCHLI, der nur den Körper der ruhenden Trichocyste beobachten konnte, gibt in Übereinstimmung mit meinen Messungen für dessen Länge 4 μ an.

4. Die färberischen Eigenschaften der ruhenden und der ausgeschleuderten Trichocyste.

Bei den Färbungen müssen wir unterscheiden zwischen den Färbungen am frischen Objekt und am Ausstrich. Besprechen wir zunächst die Färbungen am frischen Präparat.

Bei der Anwendung basischer Farbstoffe, wie z. B. Methylenblau und Fuchsin, die meist angewandt wurden, färbt sich im allgemeinen lediglich die Begrenzung des Schaftes sehr intensiv. Im Dunkelfeld erkennen wir das daran, daß bei der Färbung mit Methylenblau die Grenzen des Schaftes deutlich rötlich aufleuchten, und zwar ist die Lichtabbeugung bei den gefärbten Präparaten sehr viel stärker als bei den ungefärbten. Die Grenzen des Schaftes lassen sich hier auch noch bequem nach Einschaltung einer Mattscheibe erkennen. Ungefärbt bleibt aber stets bei der Anwendung der basischen Farbstoffe die Trichocystenspitze und soweit vorhanden auch eine darüberliegende Kappe. Wenn diese auch gelegentlich einen schwachen Schimmer der wirklichen Farbe des angewandten Farbstoffes zeigt, so beweist dieses doch noch nichts für eine wirkliche Färbung der Spitze. Man muß nämlich berücksichtigen, daß natürlich bei den gefärbten Präparaten das abgebeugte Licht die im Präparat noch enthaltene Farbstofflösung durchsetzen muß und daher aus der weißen Farbe die nicht dem angewandten Farbstoff entsprechenden Lichtstrahlen wenigstens teilweise absorbiert werden.

Fuchsinlösungen in starker Konzentration zeigen aber einen wesentlich anderen Färbungseffekt (siehe Fig. 7). Es ist nämlich hier nicht nur eine schmale Begrenzungslinie des Schaftes gefärbt, sondern fast dessen ganzes Innere bis auf einen schmalen Spalt, der auch jetzt noch leer erscheint. Es ist nicht angängig, diese Erscheinung auf eine erhöhte Lichtabbeugung durch den eingelagerten



Farbstoff zurückzuführen, der störende Lichtbeugungen hervorruft, denn noch bei bedeutend herabgesetzter Beleuchtungsintensität finden wir die Trichocyste mit der dicken Schaftwand ausgerüstet (Spitze und Kappe sind natürlich auch in diesem Falle ungefärbt). Gegen ein nicht reales Lichtbeugungsphänomen spricht auch die Tatsache, daß die Wand nicht gleichmäßig verdickt ist, sondern daß unter der Spitze der optisch leere Spalt sich bedeutend erweitert zu einer kleinen Grube. Wir sehen hier den ersten Hinweis darauf, daß auch das im Dunkelfeld optisch leer erscheinende Schaftinnere nicht ohne Struktur ist. Die Deutung der eigenartigen Färbung durch das Fuchsin werde ich erst später in Abschnitt 7 geben. Zu erwähnen darf ich nicht vergessen, daß anscheinend durch die Einwirkung der Fuchsinlösung eine kleine Deformation der Trichocyste stattfindet. Die stark gefärbten Trichocysten zeigen nämlich an der Ansatzstelle der Spitze an den Schaft eine Auftreibung, die an der ungefärbten Trichocyste bestimmt fehlt.

Fig. 7. Ausgeschleuderte Trichocyste mit Fuchsin gefärbt. Vergr. 2500:1.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß man fast an allen mit Fuchsin oder Methylenblau gefärbten Trichocysten einen kleinen, kugeligen Anhang, der gelegentlich

auch einmal durch eine kurze Verbindung mit der Schaftspitze zusammenhängt, beobachten kann. Diese winzige Struktur, der man übrigens auch bei Einwirkung von Salzlösungen und Pikrinsäure immer wieder begegnet, bezeichne ich als *Endanhang*. Einen solchen Endanhang habe ich in der Fig. 7 mit eingezeichnet. Eine Deutung dieser Struktur versuche ich später in Abschnitt 7 zu geben.

Einen grundsätzlich anderen Färbungseffekt erreichen wir mit Eosin. Dieses ist als saurer Farbstoff dadurch besonders geeignet,

daß es im Dunkelfeld die gefärbten Strukturen durch seine Fluoreszenz grünlich aufleuchten läßt. Eosin färbt ebenfalls die Begrenzungslinien des Schaftes, aber auch die Spitze und die Trichocystenkappe. Die Färbung des Trichocystenschaftes mit Eosin unterscheidet sich dadurch von der Färbung mit den basischen Farbstoffen, daß die Färbungsintensität sehr viel geringer ist. Nach Einschaltung der Mattscheibe sind die Begrenzungslinien des Schaftes kaum stärker zu sehen als bei der ungefärbten Trichocyste. Hieraus möchte ich schließen, daß das Eosin lediglich die vorläufig ja noch hypothetische Trichocystenmembran, die ultramikroskopisch fein ist, färbt. Daß der Trichocystenschaft tatsächlich von einer Membran eingeschlossen ist, kann man am leichtesten an Trichocystenbruchstücken feststellen. Schon SCHUBERG hat ja beobachtet, daß die ausgeschleuderte Trichocyste ziemlich spröde ist und leicht zerbricht. An solchen Bruchstücken, die man immer wieder zu Gesicht bekommt, lassen sich im Dunkelfeld nur die seitlichen Begrenzungslinien erkennen, während die Bruchflächen keine Begrenzung zeigen. Würde das Aufleuchten der Trichocystenkonturen lediglich bedingt sein durch den Brechungsunterschied zwischen ihrer Substanz und dem Wasser, müßten wir auch bei den Trichocystenbruchstücken die Umrisse der Bruchstelle sehen können. Was wir also an der normalen Trichocyste als Begrenzungslinie des Schaftes sehen, ist nichts anderes als die Trichocystenmembran, die im Dunkelfeld aufleuchtet.

Daß in der Tat das Eosin an der Trichocyste nur ganz minimale Schichten gefärbt haben kann, lehrt die Beobachtung im Hellfeld. Hier zeigt der Schaft sich als nicht deutlicher sichtbar als im ungefärbten Zustande. Für die Untersuchung der Spitze dagegen ist das Eosin der gegebene Farbstoff. Die Färbung ist zwar auch nur minimal, aber es läßt sich nun auch im Hellfeld bestätigen, daß das Vorderende der Trichocysten als vollkommen spitz anzusehen ist. Neben diesen einwandfreien Spitzen wird man immer Bilder beobachten, die vollkommen übereinstimmen mit den Angaben von SCHUBERG. Trichocysten, die also einen „Kopf“ besitzen. Untersucht man diese nun im Dunkelfeld, so erkennt man, daß es Trichocysten sind, die eine normale Spitze besitzen, über der nur die Trichocystenkappe liegt.

Ich versuchte nun auch ruhende Trichocysten mit den oben genannten Farbstoffen zu färben, konnte aber nicht regelmäßig irgendwelche Farbdifferenzierungen erreichen, die Trichocysten färbten sich vielmehr vollkommen gleichmäßig.

Mehr Erfolg hatte ich bei der Färbung der Trichocystenaustrieche mit der GIEMSA-Lösung. Bei richtiger Färbung färbt sich der Körper der ruhenden Trichocyste rot-violett, während der Fortsatz einen kaum erkennbaren bläulichen Schimmer zeigt. Bei der ausgeschleuderten Trichocyste zeigt der Schaft die rot-violette Färbung und die Spitze die schwach bläuliche Färbung. Durch diese Methode konnte also auch für die Trichocysten von *Paramaecium* ihre Zusammensetzung aus zwei, sich färberisch verschieden verhaltenden Teilen, nachgewiesen werden, wie es für *Frontonia* schon von H. N. MAIER bewiesen ist. Ferner finden wir in dieser Tatsache einen Hinweis darauf, daß — wie auch schon die früheren Autoren vermuteten — der Fortsatz der ruhenden Trichocyste der Spitze der ausgeschleuderten entspricht und der Körper der ruhenden Trichocyste dem Schaft.

Man darf daran keinen Anstoß nehmen, daß bei der Färbung mit der GIEMSA-Lösung die Trichocystenteile sich entgegengesetzt verhalten, wie bei der Färbung im frischen Zustand. Man muß berücksichtigen, daß erstens die Fixierung und Austrocknung den färberischen Charakter verändert haben kann und andererseits die Wirkung der GIEMSA-Lösung nicht einfach eine Kombination der Einzelwirkungen der beiden Farbstoffe — Eosin und Methylenblau — ist.

5. Bemerkungen über die ultramikroskopische Struktur der Trichocysten.

Bei dem deutlich gerichteten Bau und der Streckungsfähigkeit der Trichocysten erschien es mir als wahrscheinlich, daß sie auch Zeichen einer optischen Anisotropie zeigen würden, leider aber konnte ich trotz aller dahingehenden Bemühungen keine Spuren einer Doppelbrechung an ihnen beobachten. Bei dem ja schon minimalen Lichtbrechungsvermögen können etwa vorhandene Differenzen in den verschiedenen Richtungen an sich schon nur sehr minimal sein. Die geringen Dimensionen der Trichocysten tragen natürlich auch nicht dazu bei, den Nachweis einer Doppelbrechung günstig zu gestalten. Diese beiden Umstände mögen es verschulden, daß eine Doppelbrechung der Trichocysten zwischen gekreuzten Nicols in keinem Falle nachgewiesen werden konnte. Der Nachweis einer Doppelbrechung glückte mir nur gelegentlich bei Trichocysten, die durch konzentrierte Pikrinsäurelösung zur Ausschleuderung gebracht waren und zwar lag, wie die Analyse mit dem Gipsplättchen ergab,

die längere Achse der Indexellipse senkrecht zur Längsachse der Trichocyste. Da die Doppelbrechung aber auch durch irgendwelche abnormen Zug- oder Druckwirkungen bei der abgeänderten Explosion in der Säurelösung entstanden sein kann, lege ich auf diese Feststellung keinen besonderen Wert. Dadurch erscheint mir diese Beobachtung aber wertvoll, daß an sich die geringen Dimensionen der Trichocysten noch keinen Grund für das Ausbleiben der Doppelbrechung bieten. Zu bemerken ist hier aber auch, daß bei den durch Pikrinsäure ausgeschleuderten Trichocysten die Lichtbrechung nennenswert stärker ist als bei den normalen.

Auch ein Pleochroismus über dem Polarisator konnte weder an den mit Methylenblau, Fuchsin oder Eosin oder mit Goldchlorid oder Silbernitrat behandelten Trichocysten nachgewiesen werden.

Einige interessante Ergebnisse hatte die schon im technischen Teil S. 97 besprochene Analyse des Dunkelfeldbildes mit Hilfe des Aufsatzanalysators eines normalen Polarisationsapparates. Stand nämlich die Schwingungsrichtung des Nicols quer zur Längsrichtung der Trichocyste, so wurden sowohl die Konturen des Schaftes wie auch der größere vordere Teil der Spitze beträchtlich verdunkelt. Dagegen leuchtete an dem dem Schaft anliegenden Teile der Spitze eine kleine Kugel gleichmäßig hell auf.

Es bildet nun tatsächlich der basale Teil der Spitze eine gesonderte Struktur, wie andere Beobachtungen zeigten. Ich bezeichnete diese Kugel daher als „Spitzenbasis“. Wir können also mit Hilfe des Analysators die Anwesenheit dieser Einzelheit auch noch in der ganz einheitlich erscheinenden Spitze nachweisen.

Färben wir die Trichocysten z. B. mit Methylenblau, so ändert sich das Verhalten bei der Analyse mit dem NICOL'schen Prisma in keiner Weise. Bei Trichocysten, die mit starker Fuchsinlösung gefärbt wurden, bei denen also die Wandung des Schaftes stark verdickt erscheint, beobachten wir keine Verdunkelung der verdickten Wand, unter welchem Winkel auch immer der Analysator steht. Als einzige Veränderung bemerken wir bei der Senkrechtstellung der Schwingungsrichtung des Analysators zur Längsrichtung der Trichocyste, daß die äußeren Konturen undeutlicher werden. Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir die Ursache für die Erscheinung darin suchen, daß bei dieser Stellung die zu äußerst liegende Trichocystenmembran teilweise verdunkelt wird. Wir können also auch hier wieder in der einheitlich erscheinenden Wand die sie zusammensetzenden Teile nachweisen.

Mit einigem Vorbehalt dürfen wir wohl sagen, daß wenn überhaupt gerichtete Strukturen an der Trichocyste vorkommen, lediglich die Spitze und die Grenzmembran des Schaftes solche besitzen. Daß wir eine Doppelbrechung bei der Schaftmembran mit dem Polarisationsmikroskop nicht nachweisen können, ist aus dem Grunde nicht verwunderlich, weil die Dicke dieser Membran jenseits des Auflösungsvermögens des Mikroskopes liegt und sie daher natürlich im Hellfeld, das vorläufig für die Polarisationstechnik unerlässlich ist, nicht abgebildet wird.

Erstaunlicher erscheint, daß wir auch bei der Spitze, die ja bei der Beobachtung im Dunkelfeld besonders auffällt, jegliche Doppelbrechung oder Pleochroismus vermissen. Hier müssen wir aber einschalten, daß, so sehr die Spitze im Dunkelfeld auffällt, dieses nicht auf ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen zurückzuführen ist, denn sonst wäre zweifelsohne auch die Gestalt der Spitze schon sehr viel früher richtig erkannt worden. Das Aufleuchten der Trichocystenspitze im Dunkelfeld hat vielmehr einen anderen Grund. Erinnern wir uns an die Abbildung eines optisch homogenen Körpers im Dunkelfeld, wie ihn z. B. ein Glasfaden darbietet, so wird ein solcher lediglich von zwei aufleuchtenden Grenzlinien umrissen, während das Innere dunkel erscheint. Ein solcher Körper erscheint also ähnlich, wie wir den Schaft der Trichocysten sehen. Bei der Trichocystenspitze aber fällt auf, daß diese nicht nur äußerlich begrenzt wird, sondern als Ganzes aufleuchtet. Das Aufleuchten als Ganzes dürfen wir aber nicht dadurch deuten, daß zwei dicke helle Grenzlinien miteinander verschmelzen, denn diese Erscheinung ist unabhängig von der Beleuchtungsintensität. Dieser Umstand weist ohne Zweifel darauf hin, daß die Voraussetzung eines optisch homogenen Körpers für die Trichocystenspitze nicht zutrifft. Wir müssen vielmehr annehmen, daß sie eine submikroskopische Intimstruktur besitzt. Aus der Übereinanderlagerung der Lichtabbeugung an den vielen (natürlich mikroskopisch nicht trennbaren) Grenzflächen der Mizellen, die die Spitze zusammensetzen, resultiert das Aufleuchten der Trichocystenspitze als Ganzes. Diese Addition der Lichtbrechung an den vielen submikroskopischen Mizellen erklärt auch die Überlegenheit des Dunkelfeldes über das Hellfeld in diesem Falle. Letzteres vermag nur die begrenzende äußere, für eine exakte Abbildung zu schwache Lichtbrechungs-differenz zwischen der Spitze und dem Wasser wahrzunehmen.

Über die Analyse der ruhenden Trichocyste im Dunkelfeld mit dem Analysator kann ich mich kurz fassen. Sie wird ebenfalls bei

der Senkrechtstellung der Schwingungsebene des Analysators bis auf die Teile an dem Ende und der Ansatzstelle des Fortsatzes verdunkelt, die hier senkrecht zu der Längsrichtung verlaufen. Merkwürdigerweise sieht man bei dieser Stellung des Analysators im Innern des Fortsatzes der Trichocyste — etwas heller als der Randteil — deutlich eine Figur, ähnlich der Spitze der ausgeschleuderten Trichocyste, liegen. Es kommt dieser Erscheinung vielleicht einige Berechtigung zu, da, wie wir noch exakter beweisen werden, die Spitze der Trichocyste aus dem Fortsatz der Ruhenden hervorgeht.

Die Tatsache, daß wir die Begrenzungslinien der ruhenden Trichocyste auch nicht bei Abschwächung der Beleuchtungsintensität dünner werden sehen, sondern stets die Wand und der Fortsatz in ihrer ganzen Dicke gleichmäßig aufleuchten, beweist, daß wir für diese ebenso wie für die Spitze der ausgeschleuderten Trichocyste eine submikroskopische Mizellarstruktur annehmen müssen, und ihre breiten Begrenzungslinien nicht auf ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen zurückzuführen sind.

6. Die Einwirkung von Salzlösungen auf die Trichocysten.

Die Untersuchung der ausgeschleuderten wie auch der ruhenden Trichocysten hat uns also schon eine Reihe eigenartiger und zu einem großen Teil neuer Beobachtungen gebracht. Vollkommen dunkel ist hiermit aber noch die Frage nach der Funktion und nach den Strukturen geblieben, die der Explosion zugrunde liegen.

Das nächstliegende war es natürlich, die Explosion der Trichocysten am lebenden Tiere direkt zu beobachten zu versuchen. Es gelang dieses auch sehr bald, aber ebenso wie für die früheren Untersucher war das ganze, was ich von dem Explosionsvorgang wahrnehmen konnte das, daß in unglaublich kurzer Zeit die ruhende Trichocyste ausgeschnellt war, ohne daß sich irgendein Anhaltspunkt dafür finden ließ, wie die Explosion vor sich gegangen oder auch nur, wohin die ausgeschnellte Trichocyste verschwunden war. Da bei der Beobachtung im lebenden Tiere natürlich die vielen anderen Strukturen in der Umgebung die Beobachtung störten, wurde versucht, vorsichtig mit Hilfe der Immersion das *Paramaecium* zu zerdrücken, um nun außerhalb des Tieres die Explosion der Trichocyste beobachten zu können. Ähnliche Versuche hat schon BRODSKY angestellt. Aber bis man die Trichocysten wieder scharf mit dem Mikroskop eingestellt hat, sind die meisten

schon explodiert und die übrigen noch nicht ausgeschnehten Trichocysten explodieren überhaupt nicht mehr. Es glückte mir mit dieser Methode nur gelegentlich eine Explosion zu beobachten. Aber auch hier noch ging die Ausschnehtung so blitzartig vor sich, daß an eine Beobachtung von Einzelheiten gar nicht zu denken war. Bei der Geschwindigkeit des Vorganges und der Lichtschwäche der Einzelheiten erscheint es mir auch aussichtslos, die Explosion mit Hilfe der Kinematographie zu studieren.

Aus diesem Grunde mußte ich denn auf Umwegen Aufschluß über die Funktion der Trichocysten gewinnen, indem ich versuchte, die Explosion entweder in abnorme Bahnen zu lenken oder durch die Einwirkung von irgendwelchen Mitteln auf verschiedenen Stadien zum Stillstand zu bringen, um auf diese Weise „Momentbilder“ von dem Ausschnehtungsprozeß zu gewinnen.

In meinen Versuchen habe ich eine sehr große Zahl von Mitteln ausprobiert, um das oben skizzierte Ziel zu erreichen. Am aufschlußreichsten erwiesen sich schließlich verschiedene Salzlösungen, die in starken Konzentrationen angewandt wurden. Diese Salzlösungen zeigten nach einigen Versuchen auch eine so große Sicherheit in ihrer Wirkung, daß ich schließlich in der Lage war, fast jede der in den Abbildungen wiedergegebenen Strukturen mit unbedingter Sicherheit zu gewinnen. Im einzelnen zeigen die Salzlösungen eine unglaubliche Fülle von verschiedenen Einzelformen der Explosion, von denen die in dieser Arbeit abgebildeten Typen nur eine kleine Auswahl bilden, die besonders charakteristisch für die betreffenden Lösungen sind. Alle die beobachteten Strukturen, auch solche, die in anderen Salzlösungen als den hier besprochenen gelegentlich zur Beobachtung kommen, lassen sich zwanglos aus dem Schema erklären, das ich in der Fig. 20 gebe und erläutere.

Weiterhin brachten einzelne Bilder offensichtlich auch die gewünschten Momentbilder aus der Explosion der Trichocysten und es gelang sogar mit Hilfe der Ferrozyankaliumlösung, die Explosion — wenn auch nicht in normaler Weise — jederzeit beliebig zur Auslösung zu bringen. Hand in Hand mit letzterem Erfolg wurde die Ausschnehtung auch so weit verlangsamt, daß wenigstens einige Einzelheiten beobachtet wurden.

Schließlich glückte es sogar mit Hilfe der Salzlösungen Struktureinheiten auseinanderzutreiben, die sich normalerweise im Mikroskop nicht trennen lassen. Hierdurch wurde es möglich, weit jenseits des Auflösungsvermögens des Mikroskopes liegende Strukturen wenigstens nachzuweisen.

Im ganzen genommen sehen wir also einen Erfolg, der weit über das Maß hinausgeht, das ich mir von der Anwendung dieser Mittel versprochen hatte.

Immerhin muß man bedenken, daß die in den Salzlösungen zur Beobachtung kommenden Bilder pathologisch sind und es erscheint berechtigt, die Frage aufzuwerfen, ob man aus solchen Bildern irgendwelche Schlüsse auf den normalen Bau der Trichocyste gewinnen kann. Ich würde diese Frage auch verneinen, wenn nicht die beobachteten Strukturen immer wieder mit vollkommener Sicherheit wiedergewonnen werden könnten. Aus dieser Tatsache aber können wir schließen, daß die pathologischen Strukturen nicht irgendwelche, ganz zufällig entstandenen Bilder sind, sondern daß sie letzten Endes ihre Entstehung der normalen Struktur der Trichocyste verdanken. Verglichen mit den in der histologischen Technik angewandten Mitteln ist die Wirkung der Salzlösung doch als außerordentlich sanft zu bezeichnen, läßt sie doch in vielen Fällen einen mehr oder minder großen Teil der Funktion der Trichocyste noch auslösefähig. Schließlich ist noch zu bedenken, daß diese pathologische Veränderung der Funktion der Trichocysten zur Zeit die einzige Möglichkeit ist, etwas näheres über ihren Bau zu erfahren, eine Tatsache, die schon allein die Anwendung dieser Methode, die auch in anderen Gebieten der Zoologie üblich ist, rechtfertigt. Die Voraussetzung ist natürlich eine möglichst kritische und vorsichtige Beurteilung des Beobachteten.

Die Wirkungen der im folgenden beschriebenen Salzlösungen sind nicht ganz spezifisch, man kann auch an Stelle der angewandten Salze andere mit ähnlichem Effekt benutzen, die angeführten haben sich bei meinen Untersuchungen nur als vollkommen zuverlässig wirkend erwiesen.

Die meisten der von mir zum Vergleich, allerdings nur kurz untersuchten Salzlösungen ähneln in ihrer Wirkung dem Magnesiumsulfat. Untersucht habe ich z. B. Kalziumchlorid, Eisensulfat, Natriumchlorid und Natriumsulfat, alle in konzentrierten Lösungen.

Etwas abseits steht die Wirkung der Kaliumsalze, von denen ich das Ferrozyankalium wegen seiner sicheren Wirkung am meisten benutzte. Es zeigten sich aber teilweise ähnliche Effekte, wie ich sie für dieses Salz beschreibe, auch in Kaliumsulfat- und Kaliumkarbonatlösungen.

Auf eine genauere Analyse der Salzwirkungen, die mit einer exakteren Methode als sie bisher von mir angewandt wurde, durchgeführt werden müßte, habe ich mich nicht eingelassen.

a) Die Einwirkung von Magnesiumsulfat auf den Explosionsvorgang der Trichocysten.

Bei den Versuchen wurde zu dem Tropfen mit den Paramäcien ein gleich großer oder auch ein kleinerer Tropfen einer gesättigten Magnesiumsulfatlösung zugesetzt. Ein kleinerer Tropfen wurde genommen, wenn neben den nicht explodierten Trichocysten, wie wir sie in Fig. 6 kennen lernten, Explosionsstadien zur Untersuchung kommen sollten.



Fig. 8. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Kappe von der Spitze abgehoben. Vergr. 2500 : 1.



Fig. 9. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Spitze freigelegt, Kappe als Knöpfchen darauf sitzend. Vergr. 2500 : 1.



Fig. 10. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Kappe der Trichocyste noch fest aufsitzend. Vergr. 2500 : 1.



Fig. 11. Trichocyste mit freigelegter Spitze, deren genaue Lage in der ruhenden Trichocyste zeigend. Vergr. 2500 : 1.

Neben den nicht explodierten Trichocysten zeigen sich sehr viele, deren Fortsatz nicht stumpf ist, sondern vollkommen der Spitze der ausgeschleuderten Trichocyste ähnelt. Die Vermutung, daß wir es hier tatsächlich mit der Spitze der Trichocyste zu tun haben, findet noch eine weitere Stütze darin, daß wir häufig darüber die uns schon bekannte Trichocystenkappe wiederfinden. Teilweise liegt die Kappe ebenso freischwebend über

der Spitze, wie wir es bei der ausgeschleuderten Trichocyste sahen (Fig. 8). In anderen Fällen dürfen wir wohl die Reste dieser Kappe in kleinen Knöpfchen sehen, die der Spitze aufsitzen (Fig. 9). Diese Bilder erinnern etwas an die Abbildungen, die BRODSKY (1924) gibt. In wieder anderen Fällen steht die Kappe noch in fester Verbindung mit dem Trichocystenkörper (Fig. 10). Wir finden hier also eine erste Bestätigung für den schon früher auf Grund des färberischen Verhaltens der Trichocyste ausgesprochenen Gedanken, daß die Spitze der ausgeschleuderten Trichocyste enthalten ist in dem Fortsatz der Ruhenden. Der Körper der Trichocysten, bei denen die

Spitze schon ausgebildet ist, zeigt im allgemeinen keine Veränderungen gegenüber der ruhenden Trichocyste.

Hinausgehend über die einfache Identifizierung können wir aber an diesem Präparat noch einige weitere Feststellungen machen, zunächst über die genaue Lage der Trichocystenspitze in der ruhenden Trichocyste. Wie die Fig. 11 zeigt, ist die Spitze nämlich eingekeilt in eine Öffnung, die wir am vorderen Ende der dicken Wand des Körpers der ruhenden Trichocyste beobachten können. Besonders deutlich wird dieses Lageverhältnis dadurch, daß wir unser Präparat durch Zusatz eines Tropfens Methylenblaulösung färben. Die dicke Wandung des Trichocystenkörpers färbt sich deutlich rot, die Spitze liegt ungefärbt in der vorderen Öffnung des etwa vasenförmigen Trichocystenkörpers mit ihrer Basis eingefügt.

Gelegentlich beobachtet man noch in den Magnesiumsulfatpräparaten — übrigens auch in anderen Präparaten — Trichocysten, deren Spitze nicht mehr einheitlich ist, wie wir sie bisher zu sehen gewohnt waren, sondern wo diese deutlich in zwei Teile gespalten ist. In der Öffnung der Wand des Trichocystenkörpers liegt ein kugelförmiger Körper, auf dem die eigentliche Spitze aufliegt. Davon, daß wir es in dem kugelförmigen Körper mit nichts anderem als der schon früher (Abschnitt 5) besprochenen Spitzenbasis zu tun haben, davon überzeugt uns schnell die Analyse des Dunkelfeldes mit Hilfe des NICOL'schen Prismas. Bei der Einstellung der Schwingungsebene des Analysators quer zur Längsrichtung der Trichocyste beobachten wir die Verdunkelung der Spitze und des Körpers der ruhenden Trichocyste, während die Spitzenbasis hell aufleuchtet.

Erinnern wir uns jetzt noch einmal an das Bild der Trichocyste im lebenden *Paramecium* (Fig. 5), so sehen wir, daß hier der Körper der ruhenden Trichocyste vorn offensichtlich geschlossen ist. Es ist also die Spitzenbasis im Gegensatz zur übrigen Spitze auch hier schon sichtbar und scheint zum Verschuß der Öffnung in der Wand der ruhenden Trichocyste zu dienen. Diese Funktion erklärt wohl auch die abweichenden optischen Eigenschaften dieses Strukturelementes. Erwähnen möchte ich dann an dieser Stelle noch, daß ich im lebenden *Paramecium* verschiedentlich Trichocysten beobachtete, die — ähnlich wie die Magnesiumsulfatpräparate — deutlich die kugelige Spitzenbasis vor der vorderen Öffnung des Trichocystenkörpers, von dessen Wand durch einen schmalen Spalt getrennt, zeigten.

Mit diesen hier erläuterten Bildern ist die Mannigfaltigkeit der im Magnesiumsulfat auftretenden Strukturen noch lange nicht erschöpft. Auf einige andere Bilder, die in den Fig. 14, 22—24 dargestellt sind, möchte ich erst in anderem Zusammenhang zu sprechen kommen.

Der besondere Wert, den das Magnesiumsulfat für unsere Untersuchungen besitzt, liegt darin, daß wir in ihm eine gesonderte Explosion des Trichocystenfortsatzes beobachten — wie ich den Untersuchungen vorausgreifend bemerken möchte —, während der Körper der Trichocyste an der Explosion gehindert wird.

Wir sehen nunmehr zweifelsfrei, daß aus dem Fortsatz der ruhenden Trichocyste die Spitze hervorgeht — ein Schluß, zu dem uns schon das färberische Verhalten geführt hatte —. Darüber hinausgehend können wir aber noch die genaue Lage der Trichocysten Spitze im Fortsatz bestimmen. Die Spitze liegt nämlich mit ihrer Spitzenbasis eingekeilt in eine Öffnung, die sich am Vorderende des etwa vasenförmig gestalteten Trichocystenkörpers befindet. Auch für die Trennung der Spitze in Spitzenbasis und Spitze finden sich in diesem Salze gelegentlich deutliche Belege.

b) Die Einwirkung von Ferrozyankaliumlösungen auf den Explosionsvorgang.

Eine Bestätigung unserer bisher gewonnenen Erfahrungen und noch weitere, wichtige Resultate bringt die Beobachtung des Verhaltens der Trichocysten in einer Lösung von Ferrozyankalium. Diese war 10 proz., wirkte also nach der Verdünnung mit dem Paramäciantropfen in einer Stärke von annähernd 5 Proz. ein.

Das Ferrozyankalium ist ein Mittel, das schon P. SCHULZE bei der Analyse des Explosionsvorganges der Nesselkapseln die wertvollsten Dienste geleistet hat. Allerdings sind die Trichocysten, die in ihm explodieren, in ihrer Form in der Regel sehr abweichend von der normalen Gestalt. Andererseits kann die Einwirkung der Ferrozyankaliumlösung nicht allzu schädigend auf die Trichocysten sein, da sie ihre Funktionsfähigkeit wenigstens noch teilweise behalten.

In der Ferrozyankaliumlösung fallen neben vielen normal aussehenden Trichocysten andere auf, die wir nach der Dünne der Begrenzungslinien ihres Schaftes wohl als explodiert ansehen müssen, die aber ganz abweichende Gestalt zeigen. Zunächst finden sich Trichocysten, die in ihrer allgemeinen Gestalt normalen weitgehend

gleichen, aber anstatt gerade zu sein, mehr oder minder gekrümmt sind, ähnlich wie es etwa die Abbildungen von BRODSKY zeigen. Andere wiederum zeigen an Stelle der schönen, glatten Konturen eine starke Wellung ihres Schaftes, wieder andere sind viel dicker als wir es normalerweise zu sehen gewohnt sind, sehen etwa wie aufgeblasen aus. Dann finden wir schließlich Trichocysten, die an Größe die ruhenden Trichocysten kaum übertreffen, aber deren Schaft die dünne Wand zeigt, die wir nach der Ausschnellung zu sehen gewohnt sind. Insbesondere gleichen sie den ruhenden Trichocysten darin, daß sie am Hinterende keine Spitze haben, sondern abgerundet sind. Eine kleine Auswahl solcher Typen zeigen die Fig. 12, 15—19.

Wir finden in dem durch Zerquetschen hergestellten Präparat regelmäßig sehr viele Trichocysten, die uns von unseren früheren Untersuchungen her als unexplodiert bekannt sind. Sie zeigen vollkommen die gleiche Gestalt, wie wir sie aus der Magnesiumsulfatlösung kennen. Beobachten wir diese nun einige Zeit im Dunkelfeld, so explodieren sie vor unseren Augen. Es ist selbstverständlich, daß diese Beobachtung für uns von größtem Werte ist.

Gelegentlich sehen wir aus unserer explodierenden Trichocyste eine fast normal aussehende ausschnellen. In der Regel allerdings ist der schädigende Einfluß der Salzlösung so stark, daß nur noch eine sehr unvollkommene Explosion zustande kommt. Das typische Aussehen einer so vor unseren Augen entstandenen Trichocyste zeigt die Fig. 12. Auch jetzt noch geht die Explosion so schnell vor sich, daß alle Einzelheiten nicht regelmäßig beobachtet werden können. Eine Abkugelung der Trichocyste vor der Explosion, wie sie BRODSKY im Anschluß an ALLMANN beschrieb, kann ich ebensowenig wie TÖNNIGES feststellen. In einzelnen Fällen geht die Explosion des Fortsatzes der ruhenden Trichocyste der Explosion des Schaftes — ohne weiteres feststellbar — voraus. Zweifelsfrei kann man jetzt beobachten, daß sich in dem Fortsatz der Trichocyste von der in der Mitte liegenden Spitze die Trichocystenkappe abhebt. Die Herkunft dieser beiden Gebilde ist hiermit also absolut sichergestellt. In der Regel folgt aber der Explosion des Fortsatzes die Ausschnellung des Schaftes so schnell, daß man die Einleitung der Explosion durch den Fortsatz nur eben noch feststellen kann. Die

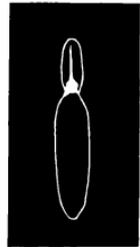


Fig. 12. In Ferrozyankaliumlösung explodierte Trichocyste. Zeigt insbesondere die kugelige Spitzenbasis deutlich. Hinterende abgerundet. Vergr. 2500:1.

Explosion des Körpers der Trichocyste geht immer außerordentlich rasch vor sich.

Wie man aus dem Vergleich der Fig. 6 und 12 ersieht, streckt sich die Trichocyste in der Ferrozyankaliumlösung häufig nur sehr wenig. Das Auffallendste an dem Explosionsprozeß ist immer, daß ganz plötzlich die dicke Wand der ruhenden Trichocyste übergeht in die dünne Wand der ausgeschleuderten. Wenn man vorher vielleicht geneigt sein konnte, die Verdünnung der Wand der ausgeschleuderten Trichocyste gegenüber der dicken Wand der ruhenden Trichocyste einfach durch eine mechanische Wirkung der Dehnung zu erklären, so ist diese Deutung schwer möglich, wenn, wie in



Fig. 13. Abhebung der Trichocystenmembran vom Quellkörper in konzentrierter Kochsalzlösung. Vergr. 2500 : 1.

diesem Falle, die Verdünnung der Wand bei der nur ganz minimalen Dehnung eingetreten ist, wobei man noch berücksichtigen muß, daß die Wand der ausgeschleuderten Trichocyste nur als Beugungsbild erscheint, in Wirklichkeit also noch viel dünner ist, als ihre Abbildung. Diese Tatsache veranlaßte mich schon in meiner ersten Mitteilung, die Ansicht zu vertreten, daß die dicke Wand der ruhenden Trichocyste von einem Quellkörper eingenommen wird, der bei der Explosion Wasser aufnimmt und hierbei unsichtbar wird.

Es ist natürlich nicht ganz leicht, für diese Ansicht schlüssige Beweise zu bringen, da man bedenken muß, daß die submikroskopische Trichocystenwand dem Quellkörper so eng angeschmiegt liegt, daß das Mikroskop nicht imstande ist, die beiden voneinander getrennt zu zeigen. Die Hoffnung, mit der Eosinlösung auch hier die Trichocystenwand wie bei der ausgeschleuderten Trichocyste als solche darstellen zu können, wurde dadurch getäuscht, daß die ganze Wand der ruhenden Trichocyste sich mit diesem Farbstoff färbte.

Aus diesem Grunde möchte ich einige nicht ganz regelmäßig beobachtete Bilder für die weitere Begründung meiner Annahme eines Quellkörpers im Innern der Trichocyste anführen. Zunächst gelang es mir gelegentlich, in einer konzentrierten Kochsalzlösung direkt eine Zweiteilung der Trichocystenwand bei der ruhenden Trichocyste wahrzunehmen (Fig. 13). Eine solche Zweiteilung mag recht häufig vorkommen, aber ihre Beobachtung wird stets gestört durch ein starkes sekundäres Beugungsbild, der an sich ja ziemlich stark lichtbrechenden ruhenden Trichocyste, das diese regelmäßig um-

säumt. In dem hier abgebildeten Falle kommt eine Täuschung durch ein Interferenzbild, das ja parallel der vorhandenen Struktur verläuft, wie man sieht, nicht in Frage.

Einmal beobachtete ich in Magnesiumsulfatlösung auch Bilder, wie sie in Fig. 14 dargestellt sind. (Ähnliche Strukturen beobachtete ich auch in einer konzentrierten Kochsalzlösung.) In diesem Falle scheint nur eine ganz geringe Quellung des Quellkörpers im Innern eingesetzt zu haben. Dieser selbst ist ja noch vollkommen intakt zu beobachten. Durch die Quellung ist nur die Trichocystenspitze abgehoben worden, der Trichocystenschaft ist, wenn auch nur zu einem ganz kleinen Teil, unabhängig vom Quellkörper gedehnt worden. Diese Tatsache spricht sehr für die morphologische Teilung der Wand der ruhenden Trichocyste.

Schließlich ist hier noch der geeignete Ort, auf die eigenartigen Strukturen zurückzukommen, die die Färbung der ausgeschleuderten Trichocyste mit der starken Fuchsinlösung zutage förderte. Hier hatte sich ja gezeigt, daß in dem am ungefärbten Präparat optisch leeren Innern des Trichocystenschaftes sich eine Substanz in beträchtlicher Dicke an die Wand des Schaftes anlegt, die den Farbstoff adsorbierte. (Hinweisen will ich aber bei der Gelegenheit auch noch darauf, daß nicht nur mit Fuchsin die Darstellung dieser Struktur glückt, sondern daß z. B. auch Pikrinsäure (siehe Fig. 3), zur Ausschleuderung der Trichocyste angewandt, ähnliche Bilder erzeugt.) Am einfachsten lassen sich nun diese ganzen Verhältnisse deuten, wenn wir annehmen, daß das, was wir an der ausgeschleuderten Trichocyste mit diesen Farbstoffen färbten, nichts anderes ist als der Quellkörper der Trichocyste, der durch die Wasseraufnahme bei der Explosion unsichtbar geworden war. Mit dieser Annahme würde sich auch am leichtesten die eigenartige Struktur deuten lassen, die wir bei der Fuchsinfärbung unter der Spitze am Beginne des Schaftes fanden. Würde diese Öffnung dort doch nichts anderes darstellen als die Öffnung des Quellkörpers der ruhenden Trichocyste, in der, wie wir nachwiesen, die Spitzenbasis lag.

Alle diese Beobachtungen lassen mir die Existenz des oben erwähnten Quellkörpers im Innern der Trichocyste als gesichert erscheinen.

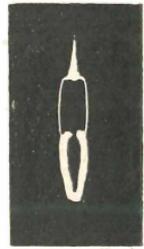


Fig. 14. Beginnende Ausschnellung des Schaftes bei erhaltenem Quellkörper — zeigt deutlich diesen unabhängig von der Trichocystenmembran.
Vergr. 2500:1.

Der Versuch aus den pathologischen Explosionsbildern auf die Existenz eines Quellkörpers zu schließen, der von einer gesonderten Trichocystenmembran umgeben ist, erscheint in vielen anderen Fällen dadurch aussichtslos, daß man den gleichen Effekt natürlich auch dadurch erhalten würde, daß durch die Einwirkung des Salzes der umgebenden Lösung an einer einheitlich gebauten und quellenden Trichocyste durch die Gerinnung auf der Oberfläche eine gesonderte Membran erzeugt würde. Immerhin bereiten solche aufgeblasene Formen, wie sie in Fig. 15 dargestellt sind, der Annahme eines einheitlichen Quellkörpers ziemliche Schwierigkeiten und hätten



Fig. 15. Aufgeblasene Trichocyste aus der Ferrozyankaliumlösung mit spitzem Hinterende. Vergr. 2500 : 1.

eine ziemliche Veränderung des normalen Quellungsprozesses zur Voraussetzung. Dagegen ist bei der Annahme, daß der Quellkörper im Innern hohl ist, das Entstehen dieser aufgeblasenen Formen ohne weiteres verständlich, wenn wir annehmen, daß die Dehnungsfähigkeit der Oberfläche in die Länge, sei es der Trichocystenmembran oder auch der Quellkörperoberfläche, herabgesetzt ist.

In anderen Fällen muß man eine ungleichmäßige Elastizitätsverminderung der Trichocystenoberfläche annehmen. Auf diese Weise lassen sich am leichtesten die geknickten und aufgerollten Trichocysten verstehen. Auch die Entstehung der zerknittert aussehenden Trichocysten muß man sich auf ähnliche Weise vorstellen.

Der Versuch in den auf diese Weise pathologisch explodierten Trichocysten, ähnlich wie bei den normalen Trichocysten, den Quellkörper mit Fuchsin zu färben, scheiterte daran, daß dieser Farbstoff, ebenso wie Methylenblau, Niederschläge bildete, die eine Beobachtung unmöglich machten.

Schon oben hatte ich darauf aufmerksam gemacht, daß unter den pathologisch explodierten Trichocysten sich regelmäßig solche finden, die am hinteren Schaftende an Stelle der gewohnten Spitze eine Rundung zeigen, ähnlich wie wir sie bei der ruhenden Trichocyste zu sehen gewohnt sind. In einzelnen Fällen läßt sich deutlich erkennen, daß wir es in diesem stumpfen Hinterende mit dem abgerundeten Ende der ruhenden Trichocyste zu tun haben. In anderen Fällen ist diese Diagnose nicht so leicht zu stellen. Jedenfalls aber weist diese Tatsache eines bedeutenden Formwechsels an dieser Stelle auf das Vorhandensein irgendwelcher diesbezüglicher

Strukturen hin, für die wir allerdings in unseren bisherigen Untersuchungen noch keinerlei Anzeichen beobachten konnten. Auch die Analyse dieser Struktur glückte in der Ferrozyankaliumlösung.

Ganz regelmäßig, in dem einen Präparat häufiger, in dem anderen seltener, je nach den Bedingungen, meist erst eine geraume Zeit nach der Herstellung des Präparates, fanden sich stark pathologisch explodierte Trichocysten, die an ihrem Hinterende beide Begrenzungen — das spitze Ende und darüberliegend das abgerundete — zeigten. Ich möchte hier aber bemerken, daß die Beobachtung dieser feinsten aller hier wiedergegebenen Strukturen eine vollkommen exakte Einstellung der Beleuchtung verlangt. Einschaltung einer Mattscheibe in den Strahlengang der Bogenlampe oder Anwendung schwächerer Lichtquellen zeigt stets nur ein Loch am Hinterende solcher Trichocysten.

Aus der Eindeutigkeit der beobachteten Struktur (siehe Fig. 16) (die Fig. 5 meiner ersten Mitteilung zeigt bei Betrachtung mit der Lupe auch ganz deutlich diese Spaltung der Membran in einem Photogramm) darf man wohl darauf schließen, daß bei der Explosion der Trichocyste die äußere, abgerundete Begrenzung zerreißt und die innere mit der zugespitzten Gestalt des Hinterendes der ausgeschleuderten Trichocyste hervortritt. Nachdem diese Struktur einmal beobachtet war, zeigten sich immer wieder Hinweise, daß tatsächlich das Hinterende der ruhenden Trichocyste sich anders verhält als der vordere Abschnitt. Erwähnen will ich an dieser Stelle nur, daß sich gelegentlich Trichocysten finden, deren Wand nicht gleichmäßig weiß aufleuchtet, sondern bei denen die Wand der ruhenden Trichocyste am Vorderende eine andere Färbung zeigt als am Hinterende. Letztere Färbung darf man wohl auf die Anwesenheit der Spitzenausbildungsstruktur daselbst zurückführen.

Fraglich bleibt jetzt nur, wo die äußere Membran der ruhenden Trichocyste bei der Explosion bleibt. Ich möchte die Reste dieser Struktur in dem winzigen Endanhang suchen, den man immer wieder bei der Einwirkung der aller verschiedensten Agenzien und Farbstoffe an der Spitze des Hinterendes der ausgeschleuderten Trichocyste findet (siehe Fig. 7). Einen bündigen Beweis für diese An-

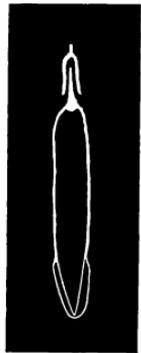


Fig. 16. Trichocyste aus Ferrozyankaliumlösung mit Spaltung der Membran am Hinterende. Vergr. 2500 : 1.

nahme vermag ich natürlich bei der Kleinheit der Strukturen nicht zu erbringen.

Mancher der weiß, wie reich bei den angewandten starken Beleuchtungen das Gesichtsfeld normalerweise angefüllt ist von ungezählten Submikronen, wird vielleicht vermuten, daß es sich in diesen formlosen Körnchen um zufällig angelagerte Teilchen handelt. Aber erstens glückte mir der Nachweis des Endanhanges an sehr vielen Trichocysten an Präparatenstellen, die bei besonders sorgfältigem Vorgehen fast vollkommen frei von Mikronen waren und zweitens sieht man nicht ein, warum wir nur an dem spitzen Hinterende der Trichocyste solche Körperchen angeheftet finden sollten und zudem mit solcher Regelmäßigkeit, während der übrige Körper nur ganz selten irgendwelche Anhängsel zeigt, die sich zufällig angelagert haben. Selbst wenn wir annehmen würden, daß der Endanhang der Trichocyste fremd ist, würde die Bevorzugung der Spitze doch auf irgendwelche besonderen Verhältnisse daselbst schließen lassen.

Betrachten wir noch einmal kurz zurückschauend die Wirkung der Ferrozyankaliumlösung. Im Gegensatz zur Magnesiumsulfatlösung finden wir hierin auch eine Explosion des Körpers der ruhenden Trichocyste, neben der Explosion des Fortsatzes. Wie aber der Vergleich der Größe der in diesem Salz explodierten Trichocysten mit normalen zeigt, ist das Quellungsvermögen ganz bedeutend herabgesetzt. Hierdurch ergibt sich zunächst eine nennenswerte Verlangsamung des Ausschnellungsprozesses, die dessen Beobachtung ermöglicht. Erleichtert wird diese Beobachtung noch dadurch, daß unter der Einwirkung der Erwärmung durch das Licht der Bogenlampe, ruhende Trichocysten zur Ausschnellung gebracht werden können. Andererseits sind in manchen Fällen die Quellkräfte nun nicht mehr stark genug, vorhandene Strukturen zu zerreißen, wie es bei der normalen Explosion geschieht — ich denke hier an die Beobachtung des Spitzenbildungsapparates am Hinterende — und jetzt dient die teilweise Quellung der Kolloide nur dazu, diese Strukturen auseinander zu reißen und dadurch sichtbar zu machen, während sie normalerweise so dicht nebeneinander liegen, daß das Mikroskop sie nicht zu trennen vermag. Unterstützend mag bei dieser Wirkung noch eine gewisse Gerbung der dünnen Membranen wirken, die sie weniger leicht zerreißen macht. Im Sinne einer solchen Gerbung sprechen auch die vielen, pathologisch aufgetriebenen, zerknitterten und aufgerollten Trichocysten.

7. Zusammenfassung der Resultate über den Bau der Trichocysten.

In den bisherigen Untersuchungen haben wir fast alle Strukturen kennen gelernt, die mir zu beobachten glückte — auf einige Einzelheiten gehe ich noch in diesem Kapitel ein — und möchte alle diese Beobachtungen zusammenfassen in dem Schema der ruhenden Trichocyste (Fig. 20), das ich schon in meiner vorigen Arbeit abbildete. Wie man leicht erkennen kann, ist es im wesentlichen die aus der Ferrozyankaliumlösung bekannte Gestalt der Fig. 16, die ich dem Schema zugrundelege. Zur Verdeutlichung der Einzelheiten habe ich diese etwas voneinander getrennt. In dem

Fortsatz der ruhenden Trichocyste liegt die Spitze. Über der Spitze liegt ein Quellkörper. Auf dessen Anwesenheit schließe ich aus der deutlichen Quellung, die der Fortsatz der Trichocyste bei der pathologischen Ausschwellung erfährt. Ich verweise auf die Fig. 10 als Beispiel hierfür. Auch die köpfchenförmige Deformation der Kappe in den Tricho-

cystenabbildungen SCHUBERG'S spricht für die Anwesenheit eines solchen Quellkörpers. Fraglich erscheint nur, ob man über diesen Quellkörper eine gesonderte Membran sich denken soll, könnte man sich doch auch denken, daß die Kappe lediglich ein Gerinnungsprodukt der oberflächlichen Schichten des Quellkörpers über der Spitze darstellt. Es ist unzweifelhaft, daß bei manchen sehr dicken Trichocystenkappen diese Ansicht teilweise zutrifft. In einzelnen Fällen konnte ich aber Bilder beobachten, von denen eines Fig. 17 wieder gibt. Hier erkennt man deutlich, wie über den ausgefällten Quellkörper eine gesonderte Membran hinwegzieht. Auch die Fig. 18 spricht sehr für meine Ansicht.

Die Spitze selbst besteht — wie wir sahen — aus zwei Teilen, der eigentlichen Spitze und der Spitzenbasis, der sie aufsitzt. Die Lage der Spitzenbasis der ruhenden Trichocyste ließ sich ja sehr genau beweisen, sie liegt in der Öffnung, die der Quellkörper der ruhenden Trichocyste an der vorderen Seite aufweist.



Fig. 17. Trichocystenkappenmembran über dem nicht verquollenen Spitzenquellkörper.

Vergr. 2500:1.



Fig. 18. Trichocyste aus Ferrozyankaliumlösung, die den Zusammenhang der Membran über Fortsatz und Körper zeigt. Vergr. 2500:1.



Fig. 19. Spaltung der Membran über dem ganzen Trichocystenkörper aus Ferrozyankaliumlösung. Vergr. 2500 : 1.

Die Spaltung der Membran am hinteren Ende der Trichocyste hatten wir ja auch direkt beobachten können. Einige Trichocysten zeigten deutlich, daß die Spaltung der Membran auch noch über das Hinterende hinausgreift, wie die Fig. 19 veranschaulicht. Allerdings scheint der Zusammenhang der beiden Membranschichten am Vorderende des Trichocystenkörpers ziemlich stark zu sein, da Bilder wie Fig. 19 nur recht selten vorkommen. Aus diesem Grunde, und da für die Funktion der Trichocyste diese Spaltung

ziemlich unwesentlich erscheint, habe ich sie nicht mit in das Schema aufgenommen.

Die einzige Struktur in diesem Schema, die einer direkten, mikroskopischen Beobachtung nicht regelmäßig zugänglich ist, ist der Quellkörper, an dessen Existenz aber kaum zu zweifeln ist.

Einiges Kopfzerbrechen bereitet mir die Frage, wie die Grenzmembran zwischen Spitze und Körper zu legen sei, ob vor oder hinter der Spitzenbasis bzw. ob eine solche Trennungsmembran überhaupt vorhanden ist. Es liegt hier in dem Schema eine gewisse Willkürlichkeit vor. Ich entschied mich für die hier gegebene Lage des Spitzenkörpers über der trennenden Membran,

da ich an Trichocysten, bei denen die Spitze abgebrochen war, was übrigens ziemlich häufig der Fall ist, regelmäßig das Vorderende des Schaftes deutlich begrenzt beobachten konnte. Da an anderen

Trichocystenbruchstücken die Bruchstelle nicht zu erkennen war, entschied

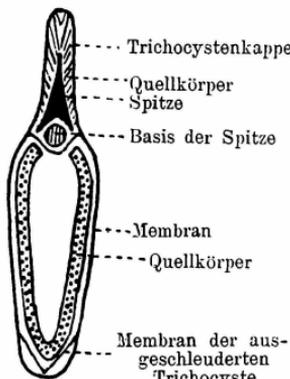
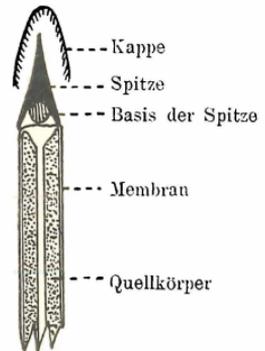


Fig. 20. Hypothetischer Längsschnitt durch die ruhende Trichocyste.

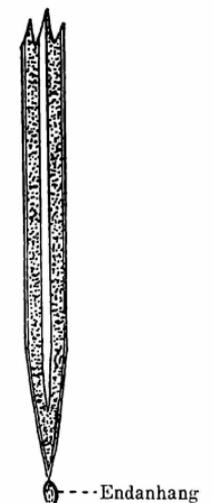


Fig. 21. Hypothetischer Längsschnitt durch die ausgeschleuderte Trichocyste.

ich mich für die hier im Schema wiedergegebene Annahme, daß die begrenzende Membran unter der Spitzenbasis durchzieht.

Zum Vergleich mit der ruhenden Trichocyste gebe ich noch ein Schema der ausgeschleuderten Trichocyste in Fig. 21. Im wesentlichen zeigt dieses Schema die Gestalt der normalen Trichocyste. Es ist nur der Quellkörper, wie wir ihn durch die Färbung mit Fuchsin kennen lernten, von der Trichocystenmembran etwas abgetrennt eingezeichnet. Wenn es mir auch nicht als sicher erscheint, daß die Trichocystenkappe normalerweise mit zur Trichocyste gehört, habe ich sie doch eingezeichnet.

Am Ende des Schaftes habe ich den Trichocystenanhang angedeutet, den ich als Überrest des hinteren Spitzenausbildungsmechanismus ansehe.

8. Beobachtungen über die Funktion der Trichocysten von *Paramecium*.

Auf Grund der im vorigen Abschnitt zusammengefaßten Beobachtungen über den Bau der Trichocysten möchte ich versuchen, ein Bild von der Funktionsweise dieser eigenartigen Gebilde zu entwerfen. Es ist dieses natürlich nicht immer ganz einfach, da man auf experimentellem Wege an diesen winzigen Körpern wenig erfassen kann. Man ist vielmehr auf Schlüsse aus den beobachteten Bildern angewiesen. Einzelne Fragen aus der Funktion der Trichocysten mußten schon in den früheren Abschnitten gebracht werden, während andererseits dieses Kapitel noch einige neue, pathologische Explosionsformen bringen wird.

In der Trichocystenliteratur spielt die Frage eine große Rolle, ob bei der Explosion, ähnlich wie bei der Nesselkapsel, irgendein präformierter Faden ausgeschleudert wird. Eine Ansicht, die vor allem BRODSKY vertritt und in ähnlicher Form auch TÖNNIGES. Bei meinen Beobachtungen des Explosionsvorganges nicht nur in der Ferrozyankaliumlösung, sondern auch in reinem Wasser, bei der sich eine normale Trichocyste entwickelte, konnte ich von irgendwelchen dahingehenden Strukturen niemals etwas wahrnehmen. Es zeigten vielmehr alle diese Explosionen aufs deutlichste, daß die Ausschnellung der Trichocyste lediglich in einer Streckung derselben besteht.

TÖNNIGES gibt in seiner Arbeit allerdings Abbildungen, die sehr für die Ausschnellung eines Fadens aus der Trichocyste sprechen. Auch ich konnte gelegentlich in Fixierungsgemischen solche Bilder

beobachten. Ich nehme an, daß in diesen Fällen die Oberfläche des Querkörpers geronnen ist, während im Innern noch die Explosion fortschreiten konnte und eine schwache Dehnung am Vorder- und Hinterende hervorrief. (Ein ähnliches Bild stellt ja auch die Fig. 14 dar.)

Die Ansicht VERWORN'S, daß die Trichocysten Blasen im Ectoplasma sind, deren Inhalt durch die Kontraktion des Ectoplasmas in Gestalt feiner Fäden ausgepreßt wird — eine Ansicht, die in neuester Zeit von CONRAD für Flagellatentrichocysten wieder aufgenommen wurde — kann für *Paramaecium*, wie auch die früheren Autoren bemerkten, unmöglich zutreffend sein. Abgesehen davon, daß die ausgeschleuderte Trichocyste ja deutliche Strukturen erkennen läßt, worauf die früheren Autoren besonders hinweisen, spricht gegen diese Ansicht die Tatsache, daß die isolierte Trichocyste ja noch explodieren kann.

Bei allen Deutungsversuchen für die Explosion der Trichocysten können wir nicht ohne die Annahme einer bedeutenden Quellung auskommen, wie uns ohne weiteres klar wird, wenn wir die ruhende Trichocyste mit der sehr viel größeren ausgeschnellten Trichocyste vergleichen. Die Ausschnellung können wir auf keine Weise lediglich als eine mechanische Streckung ansehen, wie es etwa TÖNNIGES annimmt.

Ohne eine bedeutende Aufnahme von Material aus der Umgebung können wir also auf keine Weise die Explosion erklären. Und der Umstand, daß noch die isolierte, im Wasser liegende Trichocyste funktionsfähig ist, beweist eindeutig, daß die Explosion der Trichocyste in einer Wasseraufnahme besteht.

Fraglich ist zunächst, welche Kräfte diese plötzliche Wasseraufnahme bedingen. Nach unseren jetzigen Vorstellungen kommen hierfür osmotische oder kolloidchemische Kräfte in Frage. Die Beobachtung aber, daß die Explosion, wie die Unterschiede in den verschiedenen Salzlösungen zeigen, weitgehend abhängig ist von der Art des angewandten Salzes, spricht für letztere Annahme. Auch BRESSLAU nimmt an, daß die Explosion der Trichocysten auf einem Quellungsvorgang beruht. Eine Anschauung, die ja auch für andere Explosionsmechanismen des Tier- und Pflanzenreiches bevorzugt wird.

Allerdings darf man sich nun nicht vorstellen, daß die Trichocyste einfach ein Gallertstäbchen darstellt, das ein bedeutendes Quellungsvermögen in seiner Längsrichtung besitzt. Die Trichocyste besitzt, wie wir vielmehr sahen, eine Reihe von Struktur-

elementen, und der Explosionsvorgang ist ein kompliziertes Geschehen, dessen Erklärung in allen Einzelheiten uns heute noch nicht möglich ist.

Die Notwendigkeit so komplizierter Strukturen, wie wir sie beobachteten, läßt sich vielleicht durch die Angabe von W. J. SCHMIDT deuten, daß uns heute noch kein Quellungsprozeß bekannt ist, der eine Längsstreckung zur Folge hat.

Schon TÖNNIGES beobachtete, daß der Ausschnellung der Trichocyste eine Aufquellung des Trichocystenfortsatzes vorausgeht. Auch ich konnte ja immer ein Vorseilen der Explosion des Trichocystenfortsatzes wahrnehmen. In demselben Sinne spricht, daß in den Magnesiumsulfatlösungen, in denen der Trichocystenkörper sein Ausschnellungsvermögen verlor, die leichter explodierende Spitze die Fähigkeit nicht verloren hatte.

Nun müssen wir uns aber erinnern, daß am lebenden Tier von dem Fortsatz der ruhenden Trichocyste, der, wie wir ja wissen, die Trichocystenspitze liefert, nichts zu sehen ist. Bei der starken Lichtabbeugung, wie sie sowohl Fortsatz wie Spitze der Trichocyste zeigen, ist dre Einwand, daß diese unter den ungünstigen Bedingungen nicht beobachtet werden können, hinfällig. In dem Abschnitt über den ultramikroskopischen Bau der Trichocyste hatte ich darauf hingewiesen, daß das helle Aufleuchten dieser Strukturen bedingt ist durch einen mizellaren Aufbau. Die Unsichtbarkeit des Trichocystenfortsatzes am lebenden Tiere können wir in der Weise deuten, daß die Lichtbrechung der Mizellen hier geringer ist. Es ist bekannt, daß durch die Hydratation von Mizellen diese an Lichtbrechungsvermögen verlieren. Es ist daher wahrscheinlich, daß im lebenden Tiere der Trichocystenfortsatz in stark hydratisiertem Zustande vorhanden ist.

Alle Fixationsmittel und Salze aber bedingen also eine Fällung dieser Kolloide und es wird uns nun klar, daß wir nur schwer Aufschluß über die wahre Gestalt des Trichocystenfortsatzes gewinnen können.

Jedenfalls sehen wir, daß bei der Explosion der Trichocyste aus der gequollenen Masse des Trichocystenfortsatzes wohl durch einen Entquellungsprozeß erst die Trichocystenspitze ausgebildet werden muß. Es ist naheliegend, wenn auch nicht unbedingt sicher, daß diese Umbildung den ersten Schritt bei der Ausschnellung darstellt.

Aus diesen Überlegungen ersehen wir, daß wir den Begriff der Trichocystenspitze im ruhenden Stadium uns nicht so scharf vor-

stellen dürfen, wie ich es bisher dargestellt hatte. In der Tat zeigte sich auch im Laufe der Untersuchungen eine ziemlich große Variabilität in der Gestalt der Spitze je nach den Bedingungen, unter denen sie zur Ausbildung kam. Um extreme Fälle zu zeigen, verweise ich auf die Fig. 2 u. 12. Erklärlich erscheint es uns nun auch, daß unter ungünstigen Umständen z. B. schon, wenn die isolierte Trichocyste nicht im Tiere, sondern im reinen Wasser explodiert, wir ihre Spitze nicht so haarscharf sehen, wie es der Norm entspricht.

Da wir in jedem Falle bei der Explosion aus dem Trichocystenfortsatz eine mehr oder minder gut ausgebildete Spitze hervorgehen sehen, ohne daß diese eine feste Gestalt besitzt, müssen wir auch annehmen, daß nicht nur ein Spalt vorhanden ist, der die Grenze zwischen dem Quellkörper des Fortsatzes und der Spitze bildet, sondern daß eine Schar von kegelförmigen ineinander geschachtelten Spalten vorhanden ist, und je nach Bedarf einer dieser Spalte die Ausbildung der Spitze übernimmt, so daß, wenn durch schädigende Einflüsse ein weiter nach außen liegender Spalt sich nicht mehr lösen kann, ein tiefer liegender, bis zu dem das schädigende Agens noch nicht vordringen konnte, die Ausbildung der Spitze übernimmt und so auf jeden Fall die Ausbildung der Trichocystenspitze garantiert ist.

Einen gewissen Hinweis auf solche präformierten Spaltrichtungen sehe ich in der S. 109 gegebenen Beobachtung, daß bei der Analyse des Dunkelfeldbildes mit Hilfe des Analysators im Innern des Trichocystenfortsatzes sich deutlich eine spitzenähnliche Figur abhob. Die Spaltrichtungen sind natürlich dadurch ausgezeichnet, daß bei ihnen die Lagerung der Mizellen nicht parallel zur Trichocystenlängsachse ist, sondern einen Winkel dazu bildet. Wir können also bei den von ihnen abgebeugten Strahlen, die nicht ganz senkrecht zum Analysator polarisiert sind, eine Verdunkelung nicht erwarten. Dieses mir zunächst unerklärlich erscheinende Phänomen findet durch diesen Gedankengang eine anschauliche Deutung und spricht andererseits dafür, daß wir wirklich in dem Polarisationszustand des von einem Körper abgebeugten Lichtes auf seinen submikroskopischen Feinbau Schlüsse zu ziehen berechtigt sind.

Zunächst erscheint ja die Ansicht, daß die Trichocystenspitze im lebenden Tiere noch nicht vorhanden sein soll und erst im Augenblick der Explosion gebildet wird, höchst unwahrscheinlich. Sie gewinnt aber an Verständlichkeit, wenn wir uns an die Lage der ruhenden Trichocysten im Tiere erinnern. Sie liegen bekannt-

lich direkt unter der Pellicula. An dieser Stelle könnte natürlich die scharfe Trichocystenspitze bei jedem Zusammenstoß mit anderen Tieren oder Fremdkörpern zu einer Beschädigung nicht nur der Trichocyste, sondern auch der Pellicula führen.

Die Abhebung der Trichocystenkappe von der Spitze, die wir bisher als die Einleitung zur Explosion ansahen, müssen wir also jetzt als zweiten Schritt ansehen. Die Abhebung dieser Kappe steht ja offensichtlich in direkter Beziehung zur Ausbildung der Gestalt der Spitze aus dem Trichocystenfortsatz. In Abhängigkeit von der Ausbildung der Spitze zeigt auch die Trichocystenkappe eine sehr große Variabilität in ihrer Erscheinung. Es ist nicht ganz leicht, ein Präparat zu gewinnen, bei dem die Mehrzahl der Trichocysten die Kappe über der Spitze nicht zeigt. Der Umstand aber, daß es zuweilen gelingt, spricht dafür, daß man in der Kappenlosigkeit wohl das normale Verhalten zu sehen hat. Man findet nun jeden Übergang von der fehlenden Kappe bis zur deutlich sichtbaren. Sehr häufig sieht man von ihr nur ein paar Linien parallel der Spitzenbasis aufleuchten, von denen man nicht weiß, ob man sie nicht als Interferenzlinien deuten soll. Nur der Umstand, daß das gleiche Präparat Trichocysten mit wohl ausgebildeten Spitzen zeigt, bei denen diese Linien fehlen, weist darauf hin, daß wir es wirklich mit Andeutungen der Kappe zu tun haben.

Ich möchte annehmen, daß auch bei der vollkommen normal verlaufenden Ausschnellung der Trichocyste die Abhebung der Kappe stattfindet. Fraglich bleibt mir auch jetzt noch, welches hierbei ihr Schicksal ist. Aus der Unsichtbarkeit der Trichocystenkappe in solchen Fällen im Dunkelfeld dürfen wir nicht ohne weiteres auf ihr vollkommenes Fehlen schließen. Es besteht die Möglichkeit, daß sie so weit verquollen ist, daß sie auch bei der stärksten Beleuchtung nicht mehr sichtbar gemacht werden kann und als eine an der Grenze zwischen fest und flüssig stehende Kappe vorhanden ist. Auf ihre Anwesenheit kann man vielleicht aus dem Umstande schließen, daß die Trichocysten in der Regel am Objektträger anhaften und man gelegentlich beobachten kann, daß sie wirklich mit der Kappe festgeheftet sind.

Im Sinne dieser Anschauung sprechen Präparate, die mit den von SCHUBERG angewandten Geißelfärbungsmethoden hergestellt werden, findet man hier doch ebensowenig wie SCHUBERG eine nennenswerte Anzahl Trichocysten mit deutlicher Spitze, auch in solchen Präparaten, die unzweifelhaft im Dunkelfeld kappenfreie Trichocysten zeigen würden. Es färbt diese Methode eben auch

die Kappen, die so stark verquollen sind, daß sie im Dunkelfeld unsichtbar bleiben. Besonders deutlich sichtbare Kappen sehen wir immer in Versuchen, in denen stark schädigende Agenzien einwirken. Wir dürfen annehmen, daß in solchen Fällen die Verquellung der Trichocystenkappe in mehr oder minder weitem Maße unterblieben ist und sie ungefähr die Gestalt des Trichocystenfortsatzes behalten hat.

Es fragt sich nun, welches normalerweise die Aufgabe der Trichocystenkappe ist. Ich möchte annehmen, daß sie mit ihrer Quellung die Aufgabe hat, den Weg für die abzuschießende Trichocyste in der Pellicula zu öffnen. Die ruhenden Trichocysten liegen bekanntlich mit ihrem Fortsatz zwischen den Wänden der Alveolarschicht und die Kappe hätte die Aufgabe, die Alveolen auseinanderzuschieben.

Kaum einfacher gestaltet sich die Frage nach dem Explosionsprozeß des Trichocystenschaftes. Was wir beobachten können, ist eine starke Längsstreckung des Körpers der ruhenden Trichocyste. Die Analyse der Wirkungsweise der einzelnen, beobachteten Strukturen bei dieser Streckung ist heute nicht endgültig möglich. Kurz vor der Explosion der Trichocysten in der Ferrozyankaliumlösung beobachtet man sehr häufig, daß die innere Begrenzung der Wand des ruhenden Trichocystenkörpers seine glatte Kontur verliert und wellig wird, während die äußere Begrenzung noch vollkommen gerade bleibt. Es sieht so aus, als versuche sich die Trichocystenwand in einer nicht dehnbaren Hülle zu strecken. Hiernach setzt meist plötzlich die Explosion ein, die keine weiteren Einzelheiten erkennen läßt. Hier müssen Beobachtungen an einigen pathologisch explodierten Trichocysten aus der Magnesiumsulfatlösung, die in Fig. 22, 23 und 24 wiedergegeben sind, eingreifen. Diese Abbildungen sind nicht nach vereinzelt gefundenen Trichocysten hergestellt. Sie verdeutlichen wie der Explosionsprozeß, der am Fortsatz einsetzte, weiterhin von vorn nach hinten fortschreitet und wie er einhergeht mit einer allmählichen Auflösung der dicken Trichocystenwand.

Ich darf aber an dieser Stelle nicht versäumen, darauf hinzuweisen, daß gelegentlich Trichocysten gefunden werden, bei denen die dicken Wandstellen am Vorderende oder in der Mitte des Schaftes gefunden werden. Man muß aber berücksichtigen, daß diese Bilder auch dadurch entstehen konnten, daß zufällig an solchen Stellen die Salzlösung eher und stärker einwirken konnte und ihre Quellungsfähigkeit verminderte, während die übrigen Teile noch unbeschädigt waren.

Es sprechen übrigens gerade diese Bilder, bei denen wir bei teilweise ausgeschnellter Trichocyste nur eine teilweise Verdünnung der dicken Wand der ruhenden Trichocyste beobachten, sehr für unsere Annahme, daß diese der Träger der Quellung ist und daß die Verdünnung der Wand bei der ausgeschleuderten Trichocyste nicht auf eine Dehnung der dicken Wand der ruhenden Trichocyste zurückzuführen ist; denn bei einer solchen mechanischen Dehnung müßte meines Ermessens die Verdünnung gleichmäßig erfolgen.

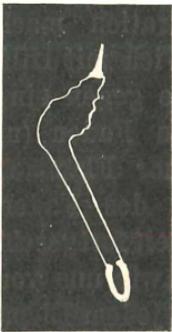


Fig. 22.

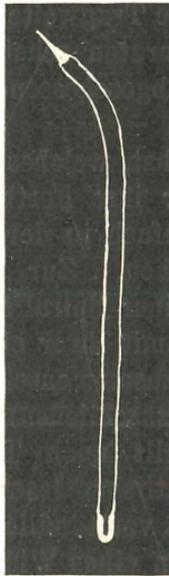


Fig. 23.

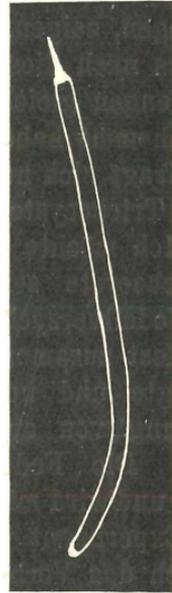


Fig. 24.

Fig. 22, 23 und 24 zeigen die fortschreitende Auflösung des Quellkörpers bei der Explosion. Vergr. 2500:1.

Fraglich bleibt jetzt noch, welche Struktur die langgestreckte Ausbildung der Form der ausgeschleuderten Trichocyste bedingt, ob dieses unser „Quellkörper“ oder die Trichocystenmembran ist. Der Quellkörper zeigte in der ausgeschleuderten Trichocyste keinerlei Andeutungen für eine gerichtete Struktur, wohl aber bekanntlich die Trichocystenmembran. Ohne daß ich im einzelnen mir ein Bild von der Ausbildung der Gestalt der ausgeschleuderten Trichocyste machen kann, möchte ich doch annehmen, daß der Trichocystenmembran hierbei eine wesentliche Rolle zukommt. Einen Hinweis hierauf sehe ich auch darin, daß bei der Ausbildung der hinteren Trichocystenspitze wir eine zugespitzte Membran auftreten sehen, die hier die Gestalt der ausgeschleuderten Trichocyste bestimmt.

Wir sind hiermit auf diese eigenartige Struktur am Hinterende der Trichocyste zu sprechen gekommen. Auch diese Bildung schein im ersten Augenblick nicht recht verständlich.

Die Trichocysten stellen wohl den einzigen Fall im Tierreich dar, bei dem eine geformte Waffe wirklich abgeschossen wird. Schon die einfache im technischen Teile beschriebene Methode der Trichocystenfärbung zeigt sehr schön, wie sich die Trichocysten stets in einer gewissen Entfernung vom Tiere nach der Reizung wiederfinden, und einzelne Trichocysten, die viel weiter entfernt vom Tiere liegen, zeigen, daß ihre Tragweite noch sehr viel bedeutender ist, als es nach diesen Präparaten scheint, bei denen offensichtlich die Unmengen gleichzeitig abgeschossener Trichocysten sich gegenseitig gehemmt haben.

Es fragt sich nun zunächst, welches der Mechanismus ist, durch den die Trichocyste die für ihre Fortbewegung nötige Triebkraft erhält. Ich möchte diese einfach in der plötzlichen Längsstreckung der Trichocyste selbst suchen. Zur Demonstration machte ich einige Modellversuche mit einer Spiralfeder, die ich mit Hilfe eines Fadens fest zusammenband, mit ihrer einen Seite gegen ein Widerlager legte und nun den zusammenschnürenden Faden (um jede Einwirkung von außen auszuschließen) mit einer Flamme durchbrannte. Die Feder schnellte nach Trennung des Fadens auseinander und wird mit beträchtlicher Geschwindigkeit fortgeschleudert. Dieses Experiment wird uns verständlich, wenn wir uns vorstellen, daß durch das Vorhandensein eines Widerlagers jedem Element der Feder ein Bewegungsimpuls fort von der Widerlage erteilt wird. Die Bewegungsimpulse wirken natürlich auch noch nach dem Aufhören der Streckung weiter und schleudern die Feder von dem Widerlager nach dem Trägheitsgesetz fort. Die fortbewegende Wirkung einer Streckung ist also an das Vorhandensein eines Widerlagers gebunden. Wie bei den menschlichen Schußwaffen muß man also einen Rückstoß auch bei dem Abschuß der Trichocysten durch ein *Paramaecium* erwarten. Tatsächlich kann man auch, wenn man unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung im Dunkelfeld das Ausschleudern der Trichocysten nach Zusatz von etwas Formol beobachtet, deutlich sehen, wie jedesmal bei Abschuß einer Menge Trichocysten das *Paramaecium* ein wenig nach der entgegengesetzten Seite geschleudert wird. Zweifelsohne dient nun das abgerundete Ende der ruhenden Trichocyste dazu, diesen Rückstoß abzufedern, denn ein spitzes Ende würde sich hierbei einfach in den Körper des Tieres einbohren. Nach dem Abschuß aber wäre ein rundes

Hinterende der Trichocyste bei der Bewegung durch das Wasser bei der beträchtlichen Schußgeschwindigkeit sehr hemmend. Es würden sich hier Wirbel bilden, die den Flugweg beträchtlich abkürzen würden. Die Ausbildung der Spitze am Hinterende dient also dazu, den Trichocysten die Form eines Stromlinienkörpers zu geben, wie wir ihn ja bei allen im Wasser oder der Luft sich schnell bewegendem Tieren finden. Ich erinnere an die Fische und Vögel. Die Ausbildung der Spitze am Hinterende garantiert der Trichocyste einen möglichst weiten Flugweg. Vielleicht kommt der Trichocystenkappe — neben der früher erwähnten Funktion, eine Öffnung in der Pellicula zu schaffen — auch noch bei der Ausbildung des Stromlinienkörpers die Aufgabe zu, das Vorderende abzurunden, wie es für einen Stromlinienkörper eigentümlich ist.

9. Schluß.

So weitgehend die Aufklärung über den Bau und die Arbeitsweise der Trichocysten mit Hilfe des Dunkelfeldes getrieben wurde, über die alte Frage nach dem Zweck und der Aufgabe der Trichocysten konnte ich bisher noch keinen Aufschluß gewinnen. Immerhin sprechen Bau und Funktion mehr als früher für die Ansicht, daß wir in den Trichocysten eine Angriffs- oder wenigstens eine Verteidigungswaffe vor uns haben.

Bekannt ist ja das Bild des von einem *Didinium* angegriffenen *Paramecium*, das seine Trichocysten ausgeschleudert hat. Aus neuerer Zeit möchte ich die Arbeit von ZICK nennen, der die Wirkung von Nesselzellen auf Paramäcien beschreibt. Aus seinen Abbildungen und seiner Beschreibung geht deutlich hervor, daß die Ausschleuderung der Trichocysten auf einen Reiz hin nicht auf der ganzen Körperoberfläche erfolgt, sondern daß nur die in der Nähe des Reizortes liegenden Trichocysten ausschnellen. Diese Beobachtung legt den Gedanken nahe, daß die Ausschleuderung der Trichocysten vielleicht unter dem Einfluß irgendwelcher nervöser Einflüsse (soweit man bei einem Infusor davon sprechen darf) steht. Ich möchte allerdings annehmen, daß die Explosion der Trichocysten in dem Augenblick erfolgt, wenn durch irgendeinen Reiz die Permeabilität der Oberfläche des Tieres herabgesetzt ist und Wasser zu den Trichocysten gelangen kann. Eine solche Verminderung der Wasserdurchlässigkeit kann einerseits durch eine mechanische Perforation gegeben sein, wie bei der Einschlagstelle der Nesselfäden, oder kann auch durch die gerinnende Wirkung irgendwelcher Agen-

zien — z. B. Formol — hervorgerufen werden. Diese letztere Annahme liegt mir aus dem Grunde näher, da in der Regel ziemlich starke Reize nötig sind, um die Ausschnellung der Trichocysten hervorzurufen.

Meine im Gange befindlichen Untersuchungen an Trichocysten anderer Infusorien lassen erkennen, daß wir in den beschriebenen Trichocysten von *Paramaecium caudatum* nur einen Typus vor uns haben, während bei anderen Protozoen recht abweichende Typen gefunden werden. Es ist hier wieder dem Dunkelfelde vorbehalten, Trichocysten, die im Hellfelde ähnlich zu sein scheinen, im Dunkelfeld als vollkommen anders gebaut zu erkennen.

Dem Dunkelfeld dürfte es vielleicht ebenfalls vorbehalten sein, die Frage nach dem Verhältnis der Trichocysten zu ähnlichen Gebilden im Tierreich — Rhabditen und Nesselkapseln — zu klären. Neben einigen anderen Ähnlichkeiten dürfte die komplizierte Struktur der Trichocysten für eine nähere Verwandtschaft zu den Nesselkapseln sprechen. Diese Frage wird aber erst in dem Augenblick spruchreif, wenn wir einen Überblick über den Bau der Trichocysten bei anderen Protozoen gewonnen haben, der uns eine solche Ableitung vielleicht ermöglicht.

10. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die ausgeschnellten Trichocysten von *Paramaecium caudatum* zeigen am Vorderende im Dunkelfeld eine deutliche Spitze, abweichend von den bisher im Hellfeld nach gefärbten Präparaten gefundenen abgerundeten Köpfchen (Fig. 2).

2. Die Trichocyste zeigt in ausgeschnelltem Zustande eine Trennung in die als Ganzes aufleuchtende Spitze und den am Ende auch spitz zulaufenden Schaft, der von zwei feinen Linien begrenzt wird.

3. Die ruhende Trichocyste zeigt einen Körper, der von hell aufleuchtenden, dicken Wänden begrenzt wird und im Innern optisch leer ist und einen Fortsatz, der als Ganzes aufleuchtet (Fig. 6).

4. Bei der Explosion bildet sich aus dem Fortsatz der ruhenden Trichocyste die Spitze der ausgeschleuderten und aus dem Körper der ruhenden Trichocyste der Schaft der ausgeschleuderten Trichocyste

5. Das „Köpfchen“ am Vorderende, wie es SCHUBERG beschreibt, ist zurückzuführen auf eine kappenartige Bildung, die gelegentlich über der Spitze gefunden werden kann (Fig. 4).

6. Die Trichocystenspitze bildet sich aus dem Fortsatz dadurch, daß von der Spitze die Kappe abgehoben wird (Fig. 10).

7. Die Trichocystenspitze liegt in der ruhenden Trichocyste eingekeilt in einer Öffnung, die sich vorn in der dicken Wand derselben befindet.

8. Die Analyse des Dunkelfeldbildes der Spitze der Trichocyste und andere Beobachtungen zeigen, daß die Spitze zusammengesetzt ist aus einer Spitzenbasis und der darauf sitzenden eigentlichen Spitze.

9. Beobachtungen in Ferrozyankaliumlösungen zeigen, daß die Ausschnellung der Trichocyste in einer einfachen Längsstreckung des Körpers der ruhenden Trichocyste besteht.

10. Bei der Explosion wird die dicke Wand der ruhenden Trichocyste momentan umgewandelt in die dünne Wand der ausgeschleuderten Trichocyste. Aus dieser Erscheinung wird geschlossen, daß in der dicken Wand der ruhenden Trichocyste ein Quellkörper enthalten ist, der bei der Explosion Wasser aufnimmt und unsichtbar wird.

11. Behandlung der ausgeschleuderten Trichocyste in starker Fuchsinlösung zeigt, daß auch noch in dem optisch leeren Innern des Schaftes strukturelle Differenzierungen vorhanden sind (Fig. 7). Ihre verdickte Wand in dieser Farblösung wird als der Quellkörper der Trichocyste gedeutet.

12. Es wird nachgewiesen, daß die ruhende Trichocyste und der Schaft der ausgeschleuderten Trichocyste von einer submikroskopischen Membran begrenzt ist.

13. Das Fortschnellen der Trichocyste wird einfach auf ihre plötzliche Längsstreckung zurückgeführt.

14. Die Explosion der Trichocyste beginnt im Fortsatz und schreitet von dort nach rückwärts vor.

15. In der ruhenden Trichocyste ist (zumindesten) am Hinterende die Grenzmembran in zwei Blätter gespalten. Das äußere bedingt das abgerundete Hinterende der ruhenden Trichocyste, das innere bedingt die spitze Form des Schaftes der ausgeschleuderten Trichocyste.

Literaturverzeichnis.

- BEREK, M. (1921): Über selektive Biegung im Dunkelfeld und farbige Dunkelfeldbeobachtung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. 38.
- BRESSLAU, E. (1921): Die experimentelle Erzeugung von Hüllen bei Infusorien als Parallele zur Membranbildung bei der künstlichen Parthenogenese. Naturw. Bd. 9.
- (1921): Neue Versuche und Beobachtungen über die Hüllenbildung und Hüllsubstanz der Infusorien. Verh. d. D. Zool. Ges. Bd. 26.
- (1924): Neues über das Tektin. Verh. d. D. Zool. Ges. Bd. 29.
- BRODSKY, A. (1909): Observations sur la structure intime de *Frontonia leucas*. Revue Suisse Zool. Bd. 16.
- (1924): Die Trichocysten der Infusorien. Arch. Russe de la Soc. de Protistologie Bd. 3.
- BÜTSCHLI, O. (1889): Protozoa in: BRONN's Klassen und Ordn. d. Tierreichs Bd. 1.
- CONRAD, W. (1920): Sur un Flagellé nouveau à Trichocystes. Bull. de la Cl. des Sciences de l'Académie Royale de Belgique Bd. 6.
- DOFLEIN-REICHENOW (1929): Lehrbuch der Protozoenkunde 5. Aufl.
- HARTMANN, M. (1928): Praktikum der Protozoologie 5. Aufl.
- JENNINGS, H. S. (1910): Das Verhalten der niederen Organismen.
- KHAINSKY, A. (1911): Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.
- KRÜGER, FR. (1929): Dunkelfelduntersuchungen an den Trichocysten von *Paramecium caudatum*. Verh. d. D. Zool. Ges. Bd. 33.
- MAIER, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
- PRZIBRAM, H. (1930): Schutz und Angriffswaffen der Protozoen in Bd. XIII des Handbuches d. norm. u. path. Physiologie v. BETHE.
- RUNNSTRÖM, J. (1928): Die Veränderung der Plasmakolloide bei der Entwicklungserregung des Seeigeleies. Protoplasma Bd. 4.
- SCHMIDT, W. J. (1929): Rheoplasma und Stereoplasma. Protoplasma Bd. 7.
- (1924): Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht.
- SCHUBERG, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
- SCHULZE, P. (1922): Der Bau und die Entladung der Penetranten von *Hydra attenuata*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 16.
- TÖNNIGES, C. (1913): Die Trichocysten von *Frontonia*. Arch. f. Protistenk. Bd. 32.
- VISSCHER, J. P. (1923): Feeding reactions in the Ciliate, *Dileptus gigas*, with special reference to the funktion of trichocysts. Biol. Bull. Bd. 45.
- WENRICH, D. H. (1929): The Structure and behavior of *Actinobolus vorax* n. sp. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole Bd. 56.
- WOODRUFF, L. L. (1921): Life history and intrageneric relationships of *Paramecium Calkinsi*. Biological Bull. Bd. 41.
- ZICK, K. (1929): Die Wirkung der Nesselkapseln auf Protozoen. Zool. Anz. Bd. 83.
- ZOCHER, H. (1928): Ultramikroskopie in: PETERFY, Methodik der wissenschaftlichen Biologie Bd. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [72_1930](#)

Autor(en)/Author(s): Krüger Friedrich

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Trichocysten von Paramecium caudatum. 91-134](#)